COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE
HEALTH SCIENCES STANDARD
HX64089142
QP34 .M92 1888 Physiologie des mens
RECAP

QR 34 M92
1888

Columbia University
in the City of New York
COLLEGE OF PHYSICIANS
AND SURGEONS

From the Library of
Dr. Christian A. Herter
Donated by
Mrs. Henry D. Dakin
1920

Physiologie

des

Menschen und der Säugethiere

von

Dr. **Immanuel Munk,**
Privatdocent an der Universität in Berlin.

Zweite Auflage.

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
Open Knowledge Commons (for the Medical Heritage Library project)

http://www.archive.org/details/physiologiedesme00munk

Physiologie

des

Menschen und der Säugethiere.

Ein Lehrbuch für Studirende

von

Dr. **Immanuel Munk,**
Privatdocent an der Universität in Berlin.

Zweite verbesserte und vermehrte Auflage.

Mit 90 Holzschnitten.

Berlin 1888.
Verlag von August Hirschwald.
NW. Unter den Linden 68.

Alle Rechte vorbehalten.

Vorwort zur ersten Auflage.

Das vorliegende Lehrbuch soll zunächst dem Gebrauch der Studirenden dienen, dem Anfänger das Verständniss der Physiologie erleichtern und sein Interesse für die Disciplin erwecken. Von diesem Gesichtspunkte allein habe ich mich bei der Auswahl des Gebotenen und der Art der Darstellung leiten lassen. Mein Bestreben ging dahin, nur die wesentlichen und gesicherten Thatsachen der Physiologie in zusammenhängender, elementarer und möglichst wenig voraussetzender Darstellung vorzuführen. Wo es anging, habe ich eine kurze Recapitulation der Hauptlehren aus der Physik und der Chemie, soweit sie zum Verständniss der physiologischen Deductionen nothwendig waren, hinzugefügt.

Die Ausdehnung der Betrachtungen über die Säugethierreihe hat zur Folge gehabt, dass einzelnen Capiteln, so der Verdauung, der Lehre von den Ausscheidungen, vom Gesammtstoffwechsel, von den Nahrungsmitteln und von den Ortsbewegungen eine umfassendere Behandlung zu Theil werden musste. Ist daher das Lehrbuch zunächst nur für den Studirenden bestimmt, so wird doch auch der Vorgerücktere manches Interessante darin finden, insbesondere was die weit und breit in der Litteratur zerstreuten Erfahrungen über die Säugethiere anlangt. Der Zweck des Buches und das Streben nach möglichster Kürze haben es mit sich gebracht, dass die Namensnennung der Autoren beschränkt und bei z. Z. noch strittigen Fragen, ohne Vorführung der verschiedenen darüber herrschenden Ansichten, die gangbarste und wahrscheinlichste Darstellung gegeben wurde. Aus den vorliegenden, am meisten vertrauenswürdigen Analysen berechnete Mittelwerthe sollen eine Vorstellung von der quantitativen chemischen Zusammensetzung der Organe und Flüssigkeiten des Thierkörpers sowie der Nahrungsmittel liefern.

Der grösste Theil der Holzschnitte ist vom Herrn Xylographen

Alfred Schultze mit anerkennenswerther Sorgfalt ausgeführt worden; ich habe Werth darauf gelegt, dem Leser eine Anzahl der wichtigsten physiologischen Apparate vorzuführen. Eine Reihe histologischer Abbildungen konnte ich, Dank dem freundlichen Entgegenkommen des Herrn Prof. Orth in Göttingen, dessen „Cursus der normalen Histologie" (2. Auflage, Berlin 1881) entlehnen. Für die von mir gegebenen histologischen Abbildungen habe ich die Form der Schemata bevorzugt; dieselben lehnen sich in strittigen Fragen denjenigen Angaben an, welche für die physiologische Darstellung am besten verwerthbar sind.

Berlin, im März 1881.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Der wohlwollenden Kritik, welche in medicinischen, thierärztlichen und landwirthschaftlichen Zeitschriften meinem Lehrbuch zu Theil geworden ist, auch in der neuen Auflage nach Möglichkeit zu genügen, ist mein ernstes Bestreben gewesen. Ich habe daher, unter Beibehaltung der allgemein gebilligten Eintheilung des Stoffes, sämmtliche Capitel durchgearbeitet, erweitert und verbessert, durch eine Reihe neuer Holzschnitte die Darstellung anschaulicher zu machen gesucht, insbesondere aber mich bemüht, den inzwischen erzielten gesicherten Fortschritten unseres Wissens thunlichst gerecht zu werden. Wie schwer dies gerade bei einer im vollsten Fluss befindlichen Disciplin wie der Physiologie ist, wird jeder Sachkundige zugeben. Bei der Fülle des zu behandelnden Stoffes hat es sich, ungeachtet des Strebens nach möglichster Kürze und ungeachtet der reichlichen Verwendung des Kleindrucks, nicht vermeiden lassen, dass der Umfang des Buches um $2^3/_4$ Bogen zugenommen hat.

Berlin, im October 1887.

J. Munk.

Inhalt.

Seite

Einleitung 1

Erster Theil.

Der Stoffwechsel 6

1. Das Blut 7
2. Die Bewegung oder Circulation des Blutes 25
   - Mechanik des Herzens 26
   - Lehre vom Kreislauf oder Haemodynamik 39
3. Die Athmung oder Respiration 63
   - Chemismus der Athmung 64
   - Mechanik der Athmung 90
4. Die Verdauung 102
   - Nährstoffe 103
   - Mechanik und Chemie der Verdauung 108
   - Mundspeichel 114
   - Magensaft 121
   - Galle 137
   - Bauchspeichel 146
   - Darmsaft 152
   - Schicksale des Chymus im Darm 153
   - Ausnutzung der Nährstoffe im Darm 163
5. Die Lymphe und die Resorption der Nährstoffe 166
   - Membrandiffusion und Filtration 167
   - Lymphe 174
   - Resorption im Darm 182
   - Chylus 187
   - Resorption durch die Haut 190
6. Die Schicksale des Blutes auf seiner Bahn 191
   - Zerfall und Neubildung der Blutkörperchen 192
   - Aenderungen in der Zusammensetzung des Blutplasma . . 196
7. Die Ausscheidungen aus dem Körper 200
   - Harn 202
   - Schweiss 226
   - Hauttalg und Epidermoidalabschuppung 229
   - Hautathmung 232
   - Schleim und Thränen 233
   - Milch 235
8. Einnahmen und Ausgaben des Thierkörpers. Bilanz des thierischen Haushaltes 244
9. Die Nahrungsmittel 259
10. Die chemischen Processe im Thierkörper 268

Seite

11. Die Mischungsbestandtheile der Organismen und der Kreislauf der Stoffe in der organischen Natur 276

Zweiter Theil.

Die Leistungen des Thierkörpers 281
1. Die thierische Wärme 283
2. Physiologie der Bewegungen 296
Protoplasma- und Flimmerbewegung 296
Allgemeine Muskelphysik 302
Electrische Erscheinungen am Muskel 326
Specielle Muskelphysik oder die Lehre von der Verwendung der Muskeln im Körper 330
Die Mechanik der Gelenke und des Skelets 331
Die Ortsbewegungen 342
Stimme und Sprache 357
3. Physiologie des Nervensystems 367
Allgemeine Nervenphysiologie 368
Electrische Erscheinungen am Nerven 384
Specielle Physiologie der Nerven und Nervencentren . . . 389
Rückenmarksnerven 390
Rückenmark 393
Verlängertes Mark 407
Leitungsbahnen vom Rückenmark zum Gehirn . . . 412
Gehirn 416
Hirnnerven 430
Sympathisches Nervensystem 445
Innervation der Blutgefässe 452
Einfluss des Nervensystems auf die Drüsensecretion 454
4. Die Lehre von den Sinnen 457
Der Gefühlssinn 458
Allgemeingefühle 468
Der Geschmackssinn 470
Der Geruchssinn 473
Der Gehörssinn 476
Schallleitung 477
Gehörsempfindungen 487
Der Gesichtssinn 493
Dioptrik des Auges 495
Gesichtsempfindungen 514
Gesichtswahrnehmungen 527

Dritter Theil.

Die Fortpflanzung der Thiere 541
Die Zeugung 544
Die Entwicklung des befruchteten Eies 556
Ernährung und Kreislauf des Fötus 569

Register 574
Verzeichniss der Abbildungen 591

Einleitung.

Die Physiologie ist die Lehre vom Leben oder die Lehre von den gesammten Vorgängen und Veränderungen im lebenden Thier- und Pflanzenleib. Im weiteren Sinne bezeichnet man sie wohl auch als Biologie, als die Wissenschaft von der lebendigen Natur. Die Aufgabe der Physiologie ist es, die Verrichtungen der verschiedenen Theile und Organe, ihre Beziehungen zu einander und zum gesammten Körper der Thiere und Pflanzen, ferner die Einzelheiten der als Lebensprocesse bezeichneten, in den Organismen aus inneren Ursachen erfolgenden Veränderungen, die Bedingungen ihres Zustandekommens und die Gesetzmässigkeit ihres Ablaufes kennen zu lehren. Stützt sich daher die Physiologie einerseits auf die Kenntniss von der Beschaffenheit der einzelnen Theile, der Organe, auf die Anatomie im weitesten Sinne, und zwar nicht nur auf die gröbere, welche die mit blossem Auge wahrnehmbare Zusammensetzung lehrt, sondern auch auf die feinere, die Gewebelehre oder Histologie, so bedarf sie anderseits fast aller naturwissenschaftlichen Zweige, vor Allem der Physik, der Chemie und der beschreibenden Naturwissenschaften: Botanik, Zoologie und Mineralogie als ihrer Hülfswissenschaften. Ja genauer betrachtet, sind die Physik und Chemie nicht als ihre Hülfswissenschaften zu betrachten, man kann fast sagen: die Physiologie ist angewandte Physik und Chemie. Denn wie sich im Laufe der Darstellung ergeben wird, beherrschen dieselben physikalischen und chemischen Gesetze, denen die starre Welt des Unbelebten unterworfen ist, bis zu einem gewissen Grade auch den belebten Thier- und Pflanzenkörper, nur dass dieselben durch das Eingreifen der lebendigen Formelemente manche Beschränkung und Modificirung erfahren.

Man stellt wohl die Physiologie des Menschen und der Thiere als Zoophysiologie der Pflanzenphysiologie als Phytophysiologie gegenüber; allein abgesehen von der mannigfachen Wechselwirkung zwischen Thier- und Pflanzenreich, von ihrem innigen Zusammenhange hinsichtlich ihres Entstehens, Lebens und Vergehens ist eine Trennung beider seit der fundamentalen Entdeckung von Schleiden und Schwann, wonach Pflanzen und Thiere auf dieselbe Weise aus Elementarorganismen, den Zellen zusammengesetzt sind, kaum noch zu-

lässig. Und wenn ungeachtet dessen die Physiologie der Thiere gesondert von der der Pflanzen behandelt wird, so hat dies seinen guten Grund darin, dass das Beobachtungs- und Erfahrungsmaterial beider, im Princip zusammengehörigen Disciplinen so mächtig angewachsen ist, dass aus didaktischen Rücksichten eine Trennung beider oder wenigstens eine vorherrschende Behandlung der Thierphysiologie gegenüber der Pflanzenphysiologie geboten ist. Ja bei der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit des Thierreichs ist es schon eine der schwierigsten Aufgaben, die im Einzelnen so vielfach abweichenden Lebensvorgänge der zahlreichen Thierclassen zusammenfassend zu behandeln, und vollends wirkt diese Mannigfaltigkeit für den ersten Ueberblick, für das Verständniss der Elemente der Thierphysiologie verwirrend. Es hat deshalb seine Berechtigung, die Physiologie einer Classe des Thierreichs und zwar der am höchsten stehenden, zu der auch der Mensch gehört, der Säugethiere, gesondert zu betrachten und nur in so weit auf die übrigen Classen gelegentlich zurückzukommen, als es sich um Erfahrungen handelt, die bisher aus äusseren oder inneren Gründen an den Säugethieren sich nicht haben gewinnen lassen. Auf der anderen Seite ist eine noch engere Begrenzung des Gebietes, die alleinige Behandlung der Physiologie des Menschen, um so weniger thunlich, als wir, streng genommen, von der Physiologie des Menschen noch wenig wissen. Die Beobachtungen, die sich am lebenden Menschen oder an Hingerichteten oder endlich in Krankheitsfällen gleichsam an von der Natur angestellten Versuchen in dieser Hinsicht haben gewinnen lassen, sind — die Lehre von den Sinnen ausgenommen — so dürftig, dass sie eine nur einigermassen befriedigende Kenntniss von den Verrichtungen des menschlichen Körpers nicht hätten verschaffen können. Dagegen sind wir in der glücklichen Lage, den Lebensvorgängen der den Menschen theils verwandten, theils nahe stehenden anderen Säugethiere, für gewisse Fragen auch den Vögeln, Amphibien und Reptilien auf dem Wege der Beobachtung und des Versuches Verständniss abzulauschen. Der Versuch am Thiere d. h. die Beobachtung der Lebenserscheinungen am lebenden oder frisch getödteten Thiere unter künstlich von uns gesetzten Bedingungen bietet daher eins der wesentlichsten Hülfsmittel zur Erforschung der physiologischen Vorgänge, und die vorsichtige Uebertragung der an anderen Säugethieren gewonnenen Erfahrungen auf den Menschen ist um so eher gestattet, als einmal die Uebereinstimmung zwischen den Lebensprocessen des Menschen und der Thiere in vielen Punkten thatsächlich festgestellt und nicht selten direct zu beobachten ist, ferner in den Verrichtungen gleichartiger Formelemente, mögen diese nun im Körper des Menschen oder eines anderen Säugethieres vorkommen, unzweifelhafte Analogien bestehen, nur dass sich hierbei qualitative oder quantitative Modificationen geltend machen. Der Versuch am lebenden Thiere, die Vivisection, ist daher auch für den Ausbau der Physiologie des Menschen, für die Kenntniss der normalen Lebenserscheinungen des Menschen, eins der wesentlichsten Hülfsmittel und bei den innigen Beziehungen, die

zwischen den Vorgängen im gesunden und kranken Körper bestehen, insofern letztere nur Abweichungen von der Norm darstellen, zugleich für die Ergründung der abnormen Lebensvorgänge, die man als Krankheiten zusammenfasst, von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

Der einzig durchgreifende Unterschied zwischen Organismen und Anorganismen besteht darin, dass in den letzteren zwar eine Anziehungskraft vorhanden ist, welche die einzelnen starren und gleichartigen Theilchen zu Aggregaten vereinigt und zu bestimmten Formen, Krystallen, anordnet, dass aber in ihnen die Mineraltheilchen in ruhendem stabilen Gleichgewicht unverändert verharren, während ein jedes lebende Wesen, ein jeder Organismus, gleichviel ob Thier oder Pflanze, mit dem Vermögen begabt, Stoffe der Aussenwelt aufzunehmen, sie chemisch zu verarbeiten und dafür Stoffe auszuscheiden, welche für ihn unbrauchbar geworden sind, ungeachtet scheinbarer Constanz der äusseren Form und Beschaffenheit, in einem steten Fluss, in einem steten Wechsel der ihn zusammensetzenden und die Kraftäusserung bedingenden Stoffe befindet, ein Zustand, der, wofern die aufgenommene und abgegebene Stoffmenge, sowie die an und vom Organismus geleistete Arbeit im Gleichgewicht sind, von E. du Bois-Reymond passend als „dynamisches Gleichgewicht" bezeichnet wird. Die jedem lebenden Wesen zukommende Fähigkeit, mit der Aussenwelt in Wechselwirkung zu treten, besitzen schon die Elementarorganismen, die Zellen, aus denen sich alle pflanzlichen und thierischen Gewebe aufbauen. Die Pflanzenzellen bestehen nach dem zuerst von Schleiden (1838) aufgestellten Schema aus einer doppelt contourirten Zellmembran oder Cellulosenkapsel, einem feinkörnigen eiweissartigen Inhalt, dem Zellleib, dessen peripherste verdichtete Schicht, früher als primäre Zellenmembran aufgefasst, von v. Mohl als „Primordialschlauch" bezeichnet worden ist, einem im Zellleib suspendirten sphärischen Bläschen, dem Zellkern (Nucleus), der seinerseits wieder ein oder mehrere glänzende Körnchen, die Kernkörperchen (Nucleolus) enthält. Schleiden ist der Nachweis gelungen, dass alle pflanzlichen Organismen durch die Form einer Zelle hindurchgehen müssen. Die Verallgemeinerung dieser Theorie, die Uebertragung derselben auf die thierischen Organismen ist das grosse Verdienst von Theodor Schwann (1839). Während Schwann das Schema der Pflanzenzelle auch für die thierische Zelle aufstellte, überzeugte man sich im weiteren Verlaufe der Forschung, dass die Cellulosenkapsel niemals, die dem Primordialschlauch zu vergleichende Zellmembran nur wenigen thierischen Zellen zukommt und dass auch sehr häufig das Kernkörperchen fehlt. Zu einer thierischen Zelle gehört nur ein Zellleib, von v. Mohl „Protoplasma" genannt, und ein Kern. Jedes Wachsthum, jede Neubildung der Organismen geht von den Zellen aus; aus den alten Zellen gehen neue Zellen durch Theilung hervor, und zwar in der Weise, dass zuerst der Zellkern eine Einschnürung zeigt, biscuitförmig wird, diese Einschnürung immer tiefer greift, bis endlich aus einem Kern durch Theilung zwei geworden sind. Alsdann beginnt

auch das Zellprotoplasma sich ähnlich einzuschnüren, sich zu „furchen", und schliesslich gehen aus einer Zelle zwei getrennte, kernhaltige Zellen hervor, von denen nun eine jede ihrerseits einen ähnlichen Theilungsprocess durchmachen kann (sog. directe Kern- oder Zelltheilung). Remak, Reichert und Virchow gebührt das Verdienst nachgewiesen zu haben, dass stets die neuen Zellen aus alten Zellen hervorgehen, so dass hier die Regel gilt: omnis cellula e cellula. Neben der oben beschriebenen directen Kerntheilung haben neuere Untersuchungen, unter denen in erster Linie die von Flemming zu nennen sind, einen anderen Modus der Kerntheilung an den verschiedensten normalen und pathologischen Gebilden des Thierreiches und an den Pflanzenzellen erkannt. Der Kern selbst ist ein complicirtes Gebilde, an dem man eine Membran und ein (intensiv färbbares) Kerngerüst oder intranucleares Netzwerk zu unterscheiden hat, dessen Hohlräume mit dem (kaum färbbaren) Kernsaft erfüllt sind. Das Kerngerüst ändert successive seine Gestalt: es geht zunächst in Knäuelform, dann in Sternform, weiter in die Halbtonnen- oder Spindelform und schliesslich in definitive Theilung über; der Kerntheilung folgt das Zellprotoplasma, worauf beide Kerne in den Ruhezustand übergehen. Diese Form der indirecten Kern- oder Zelltheilung bezeichnet man auch wegen der dabei erfolgenden Bewegungen am Kern als Karyokinese oder Mitose. Die Zellen sind die letzten Elemente, aus denen sich die Gewebe aufbauen. Allein die Gewebe sind nicht ausschliesslich aus Zellen zusammengesetzt. Wie die Cellulosenkapseln der Pflanzenzellen nach v. Mohl's Entdeckung nicht die eigentlichen Zellmembranen vorstellen, sondern nur secundäre Ablagerungen auf den Primordialschlauch des Protoplasma, so können auch auf den Leib der thierischen Zelle Ablagerungen stattfinden, letztere zuweilen gar übermächtig werden, wie dies bei den Bindesubstanzen: Bindegewebe, Knorpel und Knochen thatsächlich der Fall ist. Diese verschieden geformte Substanz zwischen den Zellen, die Intercellularsubstanz, ist als Erzeugniss der Zellen anzusehen; ihre Menge ist in den verschiedenen Geweben sehr variirend, bald sehr spärlich, bald so übermässig reichlich, dass durch sie die Zellen ganz in den Hintergrund gedrängt werden. Endlich giebt es hoch entwickelte Gewebe, wie die quergestreifte Muskel- und die Nervenfaser, welche ohne weiteres nicht mehr ihren Ursprung aus Zellen erkennen lassen, von denen aber die eingehendere Untersuchung hat nachweisen können, dass jede einzelne Faser einem Complex mehrerer embryonaler Zellen gleichwerthig ist. Da nun jede einzelne Zelle einem unablässigen Zerfall und Wiederaufbau unterliegt, so werden auch die Organismen als Aggregate von Einzelzellen in einem steten Wechsel der sie zusammensetzenden Stoffe begriffen sein. Diese fortwährende Stoffaufnahme und Stoffabgabe, diese stete Umbildung und Erneuerung der Bestandtheile des Pflanzen- und Thierkörpers, auf denen die Ernährung und das Wachsthum beruht, bezeichnet man als den Stoffwechsel der Organismen. Es ist aber auch der Thierkörper gewisser Leistungen, mehr oder weniger grosser Kraftäusserungen

fähig; Thiere vermögen ihre Stellung zu der Umgebuug oder die Lage ihrer einzelnen Theile zu verändern, ihre Umgebung d. h. die Aussenwelt, zu beeinflussen, hinwiederum aber auch von ihr sich beeinflussen zu lassen. Endlich kommt Thieren wie Pflanzen, wenn sie eine gewisse Stufe der Entwickelung erreicht haben, die Fortpflanzungsfähigkeit zu, das Vermögen sich zu vervielfältigen und die Gattung fortzupflanzen. Von Pflanzen und Thieren lösen sich zellige Gebilde ab, welche selbst sich wieder zu Individuen derselben Art entwickeln; durch diese Generationsfähigkeit ist die Fortdauer der einzelnen Arten gesichert.

Es zerfällt demnach die Physiologie der Thiere in drei Hauptabschnitte: in die Lehre vom Stoffwechsel, in die Lehre von den Leistungen und in die Lehre von der Fortpflanzung der Thiere. Dabei aber sei gleich bemerkt, dass diese drei Theile nicht als von einander unabhängig, als coordinirt anzusehen sind. Vielmehr ist im Stoffwechsel, wie er die Quelle des Wiederaufbaues und der Erneuerung der zu Verlust gehenden Leibessubstanz ist, auch einzig und allein die eigentliche Kraftquelle zu suchen, deren verschiedenartige Aeusserungen sich als Leistungen und Fortpflanzungsvermögen des Organismus darstellen. Die exacten Beweise hierfür sollen später beigebracht werden. Sinkt die Stoffaufnahme und damit die Energie des Stoffwechsels, so vermindert sich auch die Leistungsfähigkeit und das Fortpflanzungsvermögen und erlischt vollends bei längerem Mangel der Stoffzufuhr. Schon hieraus ergiebt sich die hervorragende Bedeutung, die den Stoffwechselprocessen an sich und für das Verständniss der dem Thierkörper eigenthümlichen Leistungen zukommt.

Erster Theil.

Der Stoffwechsel.

Der wesentliche Grundvorgang der gesammten thierischen Lebensprocesse besteht in einem continuirlichen chemischen Umsatz und Verbrauch der die Gewebe und Säfte des Körpers zusammensetzenden Stoffe. Ueberall nun, wo ein Stoffverbrauch stattfindet, muss, wenn er dauernd auf einer bestimmten Höhe erhalten werden soll, für den verbrauchten Stoff fortwährend neuer herangeschafft werden. Man kann sich hiervon an dem Beispiel einer gewöhnlichen Leuchtflamme oder eines Herdfeuers leicht überzeugen. Auf der anderen Seite ist es ebenso nothwendig, dass die verbrauchten Stoffe fortgeschafft werden, also für unser Beispiel: die durch Verbrennen entstehende Kohlensäure, der Rauch, die Asche u. s. w. Damit der Stoffverbrauch ermöglicht ist, muss Stoff zu- und abgeführt werden können, und zwar zu und von jedem Punkte des Thierkörpers. Der Weg, auf dem in das Innere der Organe zur Deckung des durch die Zersetzungen entstehenden Deficits neuer zersetzbarer Stoff zugeführt und die für den Körper unbrauchbar gewordenen oder überschüssigen Producte wieder abgeführt und den verschiedenen Ausscheidungsorganen übergeben werden, stellen die Blutgefässe vor. Der wesentliche Vermittler des Stoffwechsels ist das Blut, welches in ein besonderes, gegen die Organparenchyme abgegrenztes, durch den ganzen Körper verzweigtes Röhrensystem eingeschlossen, mittels einer Pumpvorrichtung, welche das Herz vorstellt, durch alle Organe hindurch getrieben wird und überall mit diesen durch die dünnen porösen Wandungen der feinsten Blutgefässe in mittelbaren Verkehr tritt. Das Blut ist der Träger aller für den Chemismus der Gewebe erforderlichen Stoffe, so dass diese das Material, dessen sie bedürfen, dem Blute entnehmen und hinwiederum die Abfälle ihrer eigenen chemischen Processe dem Blute überliefern können. Stockt die Blutzufuhr für einige Zeit, so ändert sich der physikalisch-chemische Zustand der Zellen der Organe und Gewebe, bei vollständiger Erhaltung

ihrer äusseren Form, derart, dass letztere nicht mehr ihre Functionen erfüllen und, auch wenn reichlich Blut wieder zugelassen wird, nur selten wieder zur Function gebracht werden können: man nennt dann das Gewebe oder Organ „abgestorben" oder „physiologisch todt".

1. Das Blut.

Bei allen Wirbelthieren, den Lanzetfisch (Amphioxus lanceolatus) ausgenommen, sieht das Blut roth aus, ebenso bei Schnecken und Regenwürmern. Bräunlich ist das Blut der Krebse, gelb das vieler Insecten, bei denen auch grünes Blut vorkommt, bei vielen Wirbellosen ist es farblos. Es ist schaumig, klebrig, selbst in dünner Schicht noch undurchsichtig, von salzigem Geschmack, von alkalischer Reaction, besitzt bei den verschiedenen Thiergattungen einen charakteristischen Geruch (Halitus sanguinis) und bei den Säugethieren eine hohe zwischen 37 und 40°, bei den Vögeln zwischen 41 und 43° C, schwankende Temperatur. Das specifische Gewicht des Blutes vom Menschen beträgt 1,054—1,062, vom Hund, Pferd und Schwein 1,060, von der Katze 1,054, vom Kaninchen 1,049, von der Ziege 1,042.

Aus der Ader gelassen, verwandelt es sich meist in kurzer Zeit, 2—15 Minuten, in eine elastische weiche Gallerte, etwa wie erkaltender Leim, man sagt dann: das Blut ist geronnen. Nach kürzerer oder längerer Zeit zeigen sich auf der Oberfläche der gallertartigen rothen Masse gelbliche bis bernsteingelbe Tropfen; diese nehmen an Menge zu, während die geronnene Masse sich zusammenzieht und sich dabei von der Wand des Gefässes ablöst, schliesslich schwimmt das rothe, in seiner Form verjüngte Gerinnsel in der gelblichen Flüssigkeit. Das Gerinnsel nennt man den Blutkuchen (Placenta sanguinis) und die von ihm ausgepresste, klare oder weisslich trübe, hell oder dunkler gefärbte Flüssigkeit, Blutwasser oder Blutserum (Liquor sanguinis).

Fängt man Pferdeblut direct aus der Ader in einem auf Eis stehenden hohen und schmalen Cylinderglase auf, so beobachtet man einen ganz anderen Vorgang. Man sieht allmälig die roth erscheinende Blutsäule an Länge abnehmen — Gerinnung tritt in der Kälte nicht ein —, nach einiger Zeit erscheint nur die untere Schicht, etwa bis zur halben Höhe der Säule, dunkelroth und undurchsichtig, aber noch beweglich, während darüber eine klare bernsteingelbe Flüssigkeit ruht. Sieht man genauer zu, so bemerkt man an der Grenze zwischen beiden eine schmale graue undurchsichtige Schicht, die etwa $^1/_{40}$ bis $^1/_{50}$ von der Höhe der ganzen Blutsäule misst. Die darüber ruhende klare gelbe Flüssigkeit, welche etwa die halbe Höhe der ganzen Säule einnimmt, heisst Blutplasma; hebt man letzteres vorsichtig mit einer Pipette ab, so erhält man $^2/_3$ von dem Gewicht des aufgefangenen Blutes an reinem Plasma. Beim normalen Blut vom Menschen, Rind, Schaf, Schwein, Hund und Kaninchen gelingt diese Trennung

nicht, nur zuweilen bei dem Aderlassblut in Fällen von Entzündungskrankheiten oder vorgerückter Schwangerschaft. Das Blutplasma hat eine alkalische Reaction und ein specifisches Gewicht von 1,030.

Untersucht mau die rothe undurchsichtige, auf dem Boden ruhende Schicht unter dem Mikroskop, so sieht man, dass sie aus dicht gedrängten grünlich gelben rundlichen Gebilden besteht, die in Haufen aneinander liegen und rothe Blutkörperchen heissen, der sog. Blutkörperchenbrei; in der schmalen, grauen, undurchsichtigen Schicht, unmittelbar an der Grenze des Plasma finden sich, wie kurz vorweg genommen werden mag, die weissen oder farblosen Blutzellen; mit beiden Arten von Blutkörperchen werden wir uns noch ausführlicher zu beschäftigen haben. Aus dem eben augestellten Versuch ist zu schliessen, dass das Blut aus einem klaren gelblichen Plasma besteht, in welchem reichlich rothe und spärlicher farblose Blutkörperchen aufgeschwemmt, suspendirt sind. Gelingt es, wie beim Pferdeblut, die Gerinnung durch Kälte fern zu halten oder wenigstens zeitlich hinauszuschieben, so senken sich die dichteren Blutkörperchen zu Boden, es trennt sich das klare gelbe Plasma von den darin aufgeschwemmten Blutkörperchen. Plasma ist also Blut ohne Blutkörperchen.

Nimmt man einen Theil des Plasma aus der Kältemischung heraus und lässt ihn bei Zimmertemperatur in einem Reagensglase stehen, so beobachtet man schon nach kurzer Zeit eine schwerere Beweglichkeit, eine leicht gallertige Beschaffenheit desselben, schliesslich kann man das Reagensglas umkehren, ohne dass der Inhalt herausläuft oder herausfällt. Also gerinnt das Plasma und zwar um so schneller, je höher die Umgebungstemperatur ist. Ueberlässt man die gallertige Masse sich selbst, so sieht man nach Verlauf einiger Zeit auch hier feine gelbliche Tropfen zuerst auf die Oberfläche ausgestossen werden, diese nehmen an Menge zu, dabei löst sich die Gallerte von der Wand ab, und schliesslich schwimmt ein weisses zartes fadiges Gerinnsel in der gelben Flüssigkeit. Das Plasma besteht also aus dem Blutserum und einem flüssigen, aber gerinnbaren Körper, den man wegen seiner im geronnenen Zustande faserigen Beschaffenheit Blutfaserstoff oder Fibrin nennt. Blutserum ist mithin Blutplasma minus Fibrin.

Im langsam gerinnenden Blut z. B. im Pferdeblut spielt sich der Gerinnungsvorgang bei gewöhnlicher Umgebungstemperatur anders ab, als bei 0°; hier haben die Blutkörperchen Zeit, sich aus den obersten Schichten zu senken, so dass die Trennung in Plasma und morphotische Elemente, theilweise wenigstens, erfolgen kann. Tritt dann die Gerinnung ein, so bildet sich zu oberst ein von rothen Blutkörperchen fast freies und daher mehr oder weniger farblos aussehendes Gerinnsel, ein grauer Blutkuchen aus, den die alten Aerzte Speckhaut, Crusta phlogistica oder inflammatoria nannten, weil sie dieselbe Erscheinung häufig auf dem Aderlassblut von an Entzündungskrankheiten leidenden Menschen sahen, während sie dieselbe auf dem Blute gesunder Individuen vermissten.

Es ergiebt sich danach folgendes Schema:

$$\text{Blut} \left\{ \begin{array}{l} \text{Blutkörperchen} \\ \text{Plasma} \end{array} \right. \left\{ \begin{array}{l} \text{Fibrin}^1) \\ \text{Serum} \end{array} \right\} \text{Blutkuchen.}$$

Wird das aus der Ader gelassene Blut für sich oder besser mit Sand, Glassplittern, Quecksilber geschüttelt oder mit einem Stabe geschlagen, so scheidet sich das Gerinnsel an den Gefässwandungen oder an der Oberfläche des eingeführten Fremdkörpers aus; man kann so das Gerinnsel am Stabe gewinnen. Mit reichlichem Wasser gewaschen, stellt es eine weiche faserige elastische Masse vor, die mit dem uns schon als Faserstoff oder Fibrin bekannten Körper identisch ist; das von dem Gerinnsel mittels Filtration durch feine Gaze getrennte Blut, welches „geschlagenes oder defibrinirtes Blut" heisst, zeigt dann weiter keine Gerinnungserscheinungen. Defibrinirtes Blut ist also Blut minus Faserstoff. Bestimmt man die Menge des Faserstoffs, durch welche die ganze Blutmasse in einen festen Klumpen verwandelt wird, so findet man sie nur zu $^1/_{1000}$—$^1/_{200}$ des Gewichts der Blutmasse. Blut vom Menschen, Hund und Kaninchen liefert 0,1 bis 0,4 pCt., Pferdeblut 0,5 pCt. und darüber an (trockenem) Fibrin; bei entzündlichen Krankheiten kann der Gehalt an Fibrin bis auf 1 pCt. steigen. Die Schnelligkeit der Blutgerinnung ist bei den verschiedenen Thieren eine verschiedene; am schnellsten erfolgt die Gerinnung beim Vogelblut. Taubenblut gerinnt so rapide, dass man unmittelbar nach dem Auffangen das Gefäss umkehren kann, ohne dass etwas herausfliesst. Im Menschenblut beginnt die Gerinnung nach 2—3 Minuten, etwas später, nach 4—5 Minuten, beim Hunde- und Kaninchenblut, nach 8 Min. beim Schweine- und Rinderblut, nach ca. 15 Min. beim Pferdeblut. Nach Boll gerinnt das Blut des Hühnchens im Ei nicht vor dem 12.—14. Tage der Brütung.

Die Gerinnung wird befördert einmal durch höhere Umgebungstemperatur, ferner durch den Contact des Blutes mit Fremdkörpern. Verzögert oder ganz hinausgeschoben wird die Gerinnung durch niedere Temperaturen, ferner wie schon Hewson vor 100 Jahren gefunden hat, durch Zusatz kleiner Mengen kaustischer Alkalien oder von kohlensauren Alkalien, oder endlich von neutralen Alkalisalzlösungen, so Natriumsulfat (Glaubersalz), Magnesiumsulfat (Bittersalz), Salpeter, Chlornatrium. Bei Zusatz von 1 Volumen concentrirter Glauber- oder Bittersalzlösung zu etwa $3^1/_2$ Volumen Pferdeblut erhält man daher auch bei höheren Temperaturen sehr schön die Abscheidung des Plasma und der Blutkörperchen. Will man so gewonnenes Plasma zum Gerinnen bringen, so muss man das Salz, welches die Gerinnung hindert, durch Wasserzusatz verdünnen; es gerinnt dann mit verschiedener Schnelligkeit, am schnellsten beim Zusatz der zwei- bis dreifachen Wassermenge, darüber hinaus um so langsamer, je grösser die Wasser-

---

[1]) Streng genommen enthält das flüssige Plasma nicht Fibrin, sondern eine Substanz, aus der sich erst bei der Gerinnung Fibrin bildet und die man „Fibrinogen" benannt hat (S. 21).

menge, je weniger also gerinnungsfähige Substanz im Verhältniss zu dem Volumen des Gemischs vorhanden ist. Auch Zuckerlösungen verzögern die Gerinnung, daher man nach Joh. Müller aus mit 2 proc. Zuckerlösung verdünntem Froschblut das Plasma durch Filtriren von den (relativ grossen) Blutkörperchen abscheiden kann; in dem blutkörperfreien Filtrat tritt erst später Gerinnung auf.

Was ist nun die Ursache davon, dass innerhalb der Blutgefässe des lebenden Thieres das Blut nicht gerinnt? Sind doch höhere Temperatur, Contact mit festen Körpern, ständige Bewegung gerade Momente, welche die Gerinnung befördern. Schon Astley Cooper hat den gerinnungshindernden Einfluss lebender Gewebe wahrscheinlich gemacht, doch hat erst Brücke das gerinnungshindernde Vermögen der Gefässwand erwiesen. Dass der Abschluss der Luft nicht etwa die Gerinnung verhindert, ergiebt sich daraus, dass auch direct aus der Ader über Quecksilber aufgefangenes Blut gerinnt. Schnitt Brücke ein an den abgehenden Gefässstämmen unterbundenes Froschherz ab, so dass es mit Blut gefüllt weiter pulsirte, was unter günstigen Verhältnissen noch mehrere Tage hindurch geschehen kann, so bleibt das Blut innerhalb des schlagenden Herzens flüssig. Sticht man das Herz an, so gerinnt das ausfliessende Blut in kurzer Zeit. Ebenso verhält sich das Blut in dem ausgeschnittenen, noch pulsirenden Herzen der Schildkröte, in welchem es noch nach 7 Tagen flüssig bleibt; führte Brücke jedoch durch die Aorta in das Herz einen Glasstab ein, so gerann das mit diesem in Berührung kommende Blut, und er konnte dann den Glasstab mit dem daran haftenden Gerinnsel herausziehen. Man könnte danach glauben, es möchte die stete Bewegung des Blutes zur Erhaltung seines flüssigen Zustandes erforderlich sein; diese Auffassung wird durch einen im Princip schon von Hewson angegebenen Versuch widerlegt. Bindet man beim Hunde ein 2 Zoll langes Stück einer isolirten Arterie so ab, dass in dem ausgeschalteten Gefässstück eine gewisse Menge Blut abgeschlossen ist, so bleibt dieses noch eine Reihe von Stunden hindurch flüssig, gerinnt aber binnen Kurzem, sobald das zwischen den Ligaturen befindliche Gefässstück angeschnitten wird. Es geht also von der lebenden Gefässwand ein Einfluss aus, der die Gerinnung des Blutes verhindert. Innerhalb der Gefässe gerinnt selbst nach dem Tode das Blut langsamer, als das aus der Ader gelassene.

Dies ist der Grund, weshalb man bei Eröffnung des Herzens von Leichen sehr häufig weiche, gallertige Gerinnsel findet, die man früher als Herzpolypen beschrieben hat, welche indess nichts anderes sind, als geronnenes, von Körperchen mehr oder weniger freies Plasma; hier hatten in Folge des ganz allmäligen Absterbens der Gefässwand die Blutkörperchen genügende Zeit sich zu senken, wie beim langsam gerinnenden Pferdeblut, und erst dann ist in dem darüber gelagerten Plasma Gerinnung eingetreten. Es handelt sich hier also um langsame Blutgerinnung mit Bildung einer Speckhaut (S. 8). Ebenso wie an der absterbenden Gefässwand und an in die Blutbahn eingeführten fremden Körpern setzen sich an aus pathologischen Gründen entstandenen Rauhigkeiten der inneren Gefässwand, an Kalkablagerungen und Verschwärungen derselben, Gerinnsel an.

Chemie des Fibrins und der Eiweisskörper. Das Fibrin, der Faserstoff, gehört zu der wichtigsten Classe der den Thierkörper constituirenden Substanzen, zu den Eiweisskörpern. Diese kommen in allen thierischen Geweben und Flüssigkeiten vor, den Harn, den Schweiss und die Galle ausgenommen; sie bilden die Hauptmasse der festen Stoffe des Protoplasma und damit aller Gewebe und Organe, mit ihrer Hülfe regeneriren sich die Gewebe; sie sind an den Zersetzungsprocessen, die im Thierkörper ablaufen, in erster Linie betheiligt. Sie bestehen aus C, H, O, N und S, und zwar enthalten sie:

C	. . .	52,7—54,5 pCt.
H	. . .	6,9— 7,3 »
N	. . .	15,4—16,5 »
O	. . .	20,9—23,5 »
S	. . .	1,2— 1,6 »

Doch ist weder ihre chemische Formel, noch ihre Constitution zu ermitteln gelungen, ist es doch bislang nicht möglich gewesen, sie krystallisirt zu erhalten; ja in Folge ihrer ausserordentlichen Veränderlichkeit hat ihre Reindarstellung mit den grössten Schwierigkeiten zu kämpfen. Sie gehören zu den sogenannten colloiden, nicht durch Pergamentpapier hindurchgehenden Körpern, bilden in Wasser unechte Lösungen, welche meist mehr weniger opalesciren und die Polarisationsebene nach links drehen, sie haben ferner eine lösliche und eine unlösliche Modification; den Uebergang aus der einen in die andere bezeichnet man als Gerinnung oder Coagulation.

Lösungen von Eiweissstoffen z. B. von Hühnereiweiss werden, ausser durch Erhitzen auf ca. 75° C., auch durch sämmtliche Mineralsäuren gefällt, nicht aber durch organische Säuren, die Gerbsäure ausgenommen. Kaustische und kohlensaure Alkalien halten dagegen Eiweiss in Lösung. Ferner wird gelöstes Eiweiss durch Salze schwerer Metalle (Bleiacetat, Quecksilberchlorid) gefällt; auch in essigsaurer Lösung durch Ferrocyankalium, um sich indess im Ueberschuss des Fällungsmittels wieder zu lösen. Von organischen Stoffen fällen Eiweiss aus: Alcohol im Ueberschuss und Phenol (Carbolsäure). Ausserdem giebt gelöstes Eiweiss ebenso wie coagulirtes z. B. gekochtes Hühnereiweiss eine Reihe von Farbenreactionen, die von besonderer Schärfe sind. Mit concentrirter Salpetersäure erhitzt, geben sie eine gelbe Farbe (Xanthoproteinsäurereaction), welche durch Uebersättigen mit Ammoniak in Orange übergeht. Bei Zusatz von concentrirter Schwefelsäure nehmen sie je nach der Menge und der dabei entstehenden Temperatur grüne, blaue oder rothe Färbung an. Bei Behandlung mit Rohrzucker (oder Eisessig) und conc. Schwefelsäure färben sie sich schön purpurroth bez. violett, beim Erwärmen mit Millon's Reagens (Lösung von salpetersaurem Quecksilberoxyd, die etwas salpetrigsaures Quecksilberoxyd enthält) rosa- bis tiefroth, mit kaustischem Alkali und einer Spur Kupfersulfatlösung erhitzt violett, mit conc. Salzsäure werden sie beim Stehen violett. Die Xanthoprotein-, die Millon'sche und die Kupferreaction benutzt man wegen ihrer Schärfe vortheilhaft zum Nachweis von Eiweiss da, wo es sich nur in Spuren vorfindet

Man bringt die Eiweisskörper je nach ihren chemischen Differenzen am einfachsten in fünf Gruppen unter: nämlich Albumine, Glo-

buline, Alkalialbuminate, Acidalbumine, Fibrin. Die Albumine sind in Wasser löslich und gerinnen beim Erhitzen ihrer Lösungen auf 70 bis 75° C. Die Globuline sind in Wasser unlöslich, dagegen löslich in 5—10procentiger NaCl-Lösung und gerinnen beim Erhitzen dieser Lösung. Im Blutserum kommen Globuline neben Albuminen, und zwar dem Serumalbumin, dem hauptsächlichsten Vertreter der Eiweissstoffe des Serum, vor; ausserdem finden sich Albumine reichlich im Eiweiss der Vogeleier (Eieralbumin). Die Alkalialbuminate, welche aus Eiweissstoffen durch Behandlung mit Aetzalkalien entstehen, sind in Wasser unlöslich und können durch Säuren aus ihren Lösungen ausgefällt werden. Die Acidalbumine entstehen durch Einwirkung verdünnter Säuren auf Albuminstoffe, sind in Wasser gleichfalls unlöslich (wesshalb sie beim Neutralisiren ausfallen) und werden durch Einwirkung von Aetzalkalien in Alkalialbuminate übgeführt. Das Fibrin existirt nur in der geronnenen Modification; es zeigt dieselben Farbenreactionen wie gekochtes Hühnereiweiss; in sehr dünnen Säuren ist es stark quellbar, aber kaum löslich, von Alkalilaugen wird es unter Quellung langsam gelöst.

Zusammensetzung des Blutserum. Das Blutserum ist bald klar oder nur weisslich trübe, bald hell oder dunkel gefärbt; bernsteingelb bis gelbbraun ist das Serum vom Pferde- oder Rindsblut, hellgelb das vom Menschen und ebenso, häufig nur noch mit einem Stich in's Grünliche das vom Hunde. Zuweilen ist das Blutserum milchig trübe in Folge eines reichlichen Gehaltes an feinen Fetttröpfchen, was meist auf der Höhe der Verdauung, besonders ausgesprochen bei ganz jungen saugenden Kätzchen und Hunden, der Fall ist, häufig auch im Blute an Zuckerkrankheit leidender Individuen und endlich in dem gemästeter Gänse. Man bezeichnet eine solche Vermehrung des Fettgehaltes im Blute als „Lipaemie". Das specifische Gewicht des Blutserum schwankt zwischen 1,022 und 1,028, die Reaction ist schwach alkalisch, der Geschmack ausgesprochen salzig. Es besteht zu etwa 90 pCt. aus Wasser, fast 10 pCt. sind feste Bestandtheile. Von organischen Stoffen finden sich darin Eiweissstoffe zu 7—8 pCt.; einmal Albumin zu 3—5 pCt., welches alle Reactionen des Hühnereiweiss, auch die Gerinnbarkeit bei 75° zeigt, nur giebt seine Lösung beim Schütteln mit Aether keine Trübung oder Fällung wie die des Eieralbumin. Ausserdem ist im Serum zu 1,5--4,0 pCt. ein anderer Eiweisskörper enthalten, das Serumglobulin, welches man aus dem Serum durch Zusatz des mehrfachen Vol. conc. Magnesiumsulfatlösung ausfällen kann. Im Blutserum vom Pferd und Rind überwiegt das Globulin, in dem vom Menschen und Kaninchen das Albumin. Ferner finden sich darin Spuren N-haltiger Stoffe, die vom Stoffwechsel der verschiedenen vom Blut durchströmten Gewebe herstammen und die später ausführlicher zu besprechen sein werden, die Zersetzungsproducte des Eiweiss: Harnstoff, Harnsäure, Kreatin, Hypoxanthin, Substanzen, die gemeinhin als „Extractivstoffe" zusammengefasst werden; auch kleine Mengen von Fett und fettsauren Alkalien (Seifen),

Cholestearin und Lecithin, Zucker, Milchsäure und endlich ein gelber Farbstoff, Lutein.

Die anorganischen Salze sind zu etwa 0,9 pCt. im Serum enthalten, und darunter überwiegend die Natriumverbindungen und zwar Chlornatrium in bemerkenswerther Uebereinstimmung bei allen Säugethieren zu etwa 0,6 pCt., gleichgültig ob mit der Nahrung viel oder wenig Chlornatrium zugeführt wird. Kalisalze finden sich im Serum nur in Spuren (zu etwa 0,03 pCt.). Ferner enthält das Serum Dinatriumphosphat Na_2HPO_4 und Natriumcarbonat Na_2CO_3 und zwar bei den Carnivoren (Hund, Katze) überwiegend ersteres, bei den Herbivoren (Pferd, Rind, Schaf, Kaninchen) vorherrschend letzteres, bei den Omnivoren (Mensch, Affe, Schwein) beides ziemlich in gleichen Mengen. Im Mittel beträgt der Na_2CO_3-Gehalt $^1/_4$ pCt. $^1/_7$ der Asche des Hunde- und Pferdeblutserum besteht aus Natron. Na_2CO_3 bez. Na_2HPO_4 (welches schwach alkalisch reagirt) ertheilen dem Blut die alkalische Reaction, daher das Blut der Herbivoren eine stärkere Alkalescenz zeigt, als das der Omni- und Carnivoren. Wir werden auf analoge Unterschiede in der chemischen Organisation zwischen Carni-, Omni- und Herbivoren noch häufiger stossen. Endlich findet sich im Blutserum etwas Calcium- und Magnesiumphosphat, ausserdem Gase, Kohlensäure, Stickstoff und etwas Sauerstoff, welche bei der Athmung eine wichtige Rolle spielen.

Lutein, mit dem Farbstoff des Eidotters wahrscheinlich identisch, giebt bei der Spectraluntersuchung einen Absorptionsstreifen im Blau. Nach Hammarsten soll Pferdeblutserum, nach Setschenow Kälberblutserum in der Norm Gallenfarbstoff oder Bilirubin enthalten.

Da nach Zuntz die Alkalescenz des Blutes oder besser des Blutserum unmittelbar nach dem Aderlass stärker ist, als wenige Minuten später oder nach der Gerinnung, so scheint unter diesen Umständen eine Säure im Blut zu entstehen, welche dem Natriumcarbonat einen Theil der Basis entzieht.

Rothe Blutkörperchen. In dem gelb gefärbten Plasma sind, wie dies schon Malpighi und besonders Leeuwenhoek (1673) erkannt hat, morphotische Elemente suspendirt, denen das Blut seine rothe Farbe verdankt, sie heissen: rothe Blutkörperchen. Bei Säugethieren sind es kleine abgeplattete rundliche Scheiben, nur beim Kameel, Lama und Alpacca sind sie elliptisch; ebenso sind sie von elliptischer oder längsovaler Form bei allen übrigen Wirbelthieren: Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische, mit Ausnahme der Cyprinoiden (Lamprete, Neunauge), bei denen runde Blutkörperchen vorkommen.

Die Blutkörperchen der Thiere sind verschieden gross und dick; es haben die vom

Elephanten und Faulthier . .	im grössten Durchmesser	$^1/_{110}$—$^1/_{100}$ Mm.
Mensch und Affe	„ „ „	$^1/_{125}$ „
Hund und Kaninchen . . .	„ „ „	$^1/_{140}$ „

Schwein, Rind, Katze . . .	im grössten Durchmesser			$^1/_{170}$ Mm.
Pferd	„	„	„	$^1/_{180}$ „
Schaf	„	„	„	$^1/_{200}$ „
Ziege und Meerkatze . . .	„	„	„	$^1/_{250}$ „
Moschusthier	„	„	„	$^1/_{480}$ „

Der Dickendurchmesser beträgt etwa $^1/_{500}$ Mm. Die Blutkörperchen der Taube sind zweimal so gross (gr. Durchm. $^1/_{70}$, kl. Durchm. $^1/_{150}$ Mm.), die des Frosches dreimal (gr. Durchm. $^1/_{45}$, kl. Durchm. $^1/_{60}$ Mm.), die des Olm (Proteus anguineus) achtmal so gross als die des Menschen (gr. Durchm. $^1/_{16}$, kl. Durchm. $^1/_{30}$ Mm.); beim Olm erkennt das unbewaffnete Auge sie schon als feine Pünktchen. Bei der Schleihe und dem Stöhr beträgt der gr. Durchm. $^1/_{75}$, der kl. Durchm. $^1/_{100}$ Mm. Die runden Blutkörper der Lamprete (Petromyzon) haben einen Durchmesser von $^1/_{65}$ Mm.

Die Blutkörperchen der Säugethiere enthalten keinen Kern, nur beim Fötus sind sie kernhaltig. Die centrale Schattirung, welche man früher für einen Kern gedeutet, ist nur eine einfache Folge der Lichtbrechung, herrührend von der centralen Einsenkung oder Depression der Scheiben, der sog. „Delle“ der Blutkörperchen. Dem entsprechend sieht man, besonders schön, wenn sie unter dem Mikroskop in rollende Bewegung gerathen, dass sie eine Biscuitform haben; die abgeplatteten Scheiben sind am Rande dicker als in der Mitte, sie sind biconcav; man nennt die rothen Blutkörperchen wohl richtiger rothe Blutscheiben. Im durchfallenden Licht erscheinen sie grünlich, in grösserer Anhäufung roth. Die elliptischen Blutkörperchen der Vögel, Amphibien und Fische sind kernhaltig, sie sind ebenfalls platt, aber von der Seite gesehen springt beiderseits der Contour des Kerns deutlich hervor. Die Blutkörperchen besitzen keine Membran, sie zeigen auch nur einen einfachen Begrenzungscontour; man stellt sich vor, dass das Blutkörperchen aus einem überaus zarten und feinen, dabei aber sehr dichten, einem Schwamme vergleichbaren Gerüste besteht, dem sog. Stroma, dessen Maschen von einer rothgefärbten Flüssigkeit erfüllt sind.

Bringt man einen Tropfen Menschenblut unter das Mikroskop, so beobachtet man, dass die Blutkörperchen zu kleineren und grösseren Haufen geldrollenähnliche Aggregate bilden, eine Erscheinung, die man als „geldrollenartige Anordnung“ bezeichnet; man sieht letztere auch sehr gut im Hundeblut. Ob diese Aneinanderreihung auf Flächenadhäsion der Blutkörperchen beruht, oder ob die Blutkörperchen, wenn sie bei ihrer Molecularbewegung mit der breiten Seite, mit ihren abgeplatteten Flächen aufeinander stossen, auch an einander gefügt bleiben, bis irgend ein Stoss sie aus ihrer Lage aufscheucht, bleibe dahingestellt. Die geldrollenartige Anordnung findet man auch in dem Blutkörperchenbrei vor, der sich bei verzögerter Gerinnung auf dem Boden absetzt. Das Senkungsvermögen ist dadurch bedingt, dass die Blutkörperchen eine grössere Dichte, ein specifisches Gewicht von 1,1 haben, während das des Plasma, in dem sie suspendirt sind, nur 1,03 beträgt. Die Blutkörpersubstanz ist ausserordentlich elastisch,

schlüpfrig, biegsam; stossen sie, wie man dies im Capillarkreislauf sieht, auf Hindernisse, so ändern sie vielfach ihre Gestalt, sie biegen sich, verschmälern sich u. s. w., um dann wieder zu ihrer ursprünglichen Form zurückzukehren.

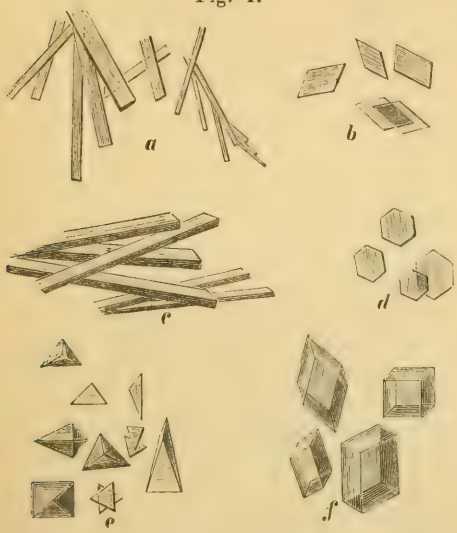
Die Gestalt und Grösse der Blutkörperchen erleidet durch Einwirkung von Wasser und wasserentziehenden Substanzen bemerkenswerte Veränderungen. Bei Zusatz von Wasser sieht man die biconcaven Blutscheiben der Säugethiere blasig, kugelig aufquellen, die centrale Schattirung verschwindet, die rothe Färbung nimmt ab, die Blutkörperchen werden „ausgelaugt": es tritt Wasser von aussen ein und dafür Farbstoff in das umspülende Wasser aus, schliesslich verschwinden die Blutkörper bis auf die als schwache Schatten erscheinenden Stromata, welche durch Tinction mit einer schwachen Jod-Jodkaliumlösung deutlicher werden. Die elliptischen Blutkörper der Vögel und Kaltblüter entfärben sich ebenfalls, nehmen mehr kugelige Form an und ihr Kern erscheint viel deutlicher als zuvor, weiterhin lösen sie sich auf, sodass nur die Kerne übrig bleiben. Durch Zusatz von Kochsalz, Salpeter, Glaubersalz, Zucker und anderen wasserentziehenden Agentien schrumpfen die Blutkörperchen, sie bekommen Spitzen und Zacken nach allen Seiten; man spricht in diesem Fall von der „Stern- oder Maulbeerform" der Blutkörperchen. Nur mittelstarke (4—5 pCt.) Lösungen von borsaurem und phosphorsaurem Natron lassen die Blutkörperchen ziemlich unverändert. Ferner werden die Blutkörperchen angegriffen und zerstört durch selbst sehr verdünnte Laugen und Säuren, durch Aether, Chloroform, Galle oder die neutralen Salze der Gallensäuren. Ebenso werden sie zerstört durch electrische Entladungsschläge, ferner durch wiederholtes Gefrieren und Wiederaufthauen. Auch im circulirenden Blut erfolgt die Zerstörung der Blutkörperchen und die Auflösung des Blutfarbstoffs im umgebenden Plasma, wenn man in das Blut die eben aufgezählten Stoffe in genügender Menge einführt.

Chemie des Blutfarbstoffs. Das Blut erscheint noch in dünnster Schicht roth, undurchsichtig, weil alles Licht von den concaven Flächen der Blutkörperchen wie von Hohlspiegeln reflectirt wird, es deckt einen weissen Grund; das normale Blut besitzt also eine „Deckfarbe". Werden aber die Blutkörper aufgelöst z. B. durch Wasser, Aether, Chloroform, Galle, so dass der Farbstoff aus ihnen heraustritt und in der Zwischenflüssigkeit gelöst wird, so hellt sich das Blut auf, es erscheint in dünner Schicht durchsichtig; man spricht dann mit Rollett von der „Lackfarbe" des Blutes. Ist die Temperatur niedrig, so tritt bei der Lösung der Blutkörper beim Pferde-, Hunde- und Meerschweinchenblut, am besten, wenn die genügend concentrirte Lösung neutral reagirt, binnen Kurzem eine Ausscheidung schon makroskopisch oder bei schwacher Vergrösserung erkennbarer, rother Krystalle auf, welche aus dem rothen Farbstoff bestehen und früher Blutkrystalle, jetzt Haemoglobinkrystalle (Fig. 1) heissen. Aus Hunde- und Katzenblut erhält man lange vierseitige Prismen (mit Pyramidenendflächen), ebenso aus Menschen- und Pferdeblut, aus Eichhörnchenblut regelmässig sechsseitige Tafeln, aus Meerschweinchen- und Rattenblut Tetraëder (oder Octaëder). Alle diese Krystalle lösen sich schwer in Wasser, dagegen leicht in Alkalien. Das Blut vom

Menschen, Rind, Kuh, Kalb und Kaninchen liefert nur schwierig, nach Gscheidlen leichter, sobald Fäulniss eingetreten, Haemoglobinkrystalle. Da die Krystalle, wie zuerst Hoppe-Seyler dargethan, stets locker gebundenen Sauerstoff enthalten, eine Thatsache, die, wie wir weiterhin sehen werden, für den Chemismus der Athmung von fundamenteller Bedeutung ist, so bezeichnet man sie als Oxyhaemoglobinkrystalle.

Das Haemoglobin ist eiweissartiger Natur, es enthält C, H, O, N, S und endlich, was besonders bemerkenswerth, in seinem Molekül Eisen in chemischer Bindung, und zwar ist beim Hunde und Pferde in 100 Theilen Haemoglobin 0,43 resp. 0,47 Fe enthalten, so dass auf 233 Theile Haemoglobin im Hundeblut 1 Th. Eisen kommt. Das Haemoglobin ist ein sehr instabler Körper; nur das unter 0° völlig getrocknete Hämoglobin lässt sich ohne Zersetzung bis auf 100° erwärmen, dagegen erhalten sich seine wässerigen Lösungen, der Luft frei ausgesetzt, nur bei sehr niederer Temperatur, schon Temperaturen über 0°, noch schneller Wärme bewirkt bei freiem Zutritt von Luft den Zerfall; um so bemerkenswerther ist, dass das Haemoglobin bei Abschluss der Luft der Fäulniss widersteht.

Fig. 1.



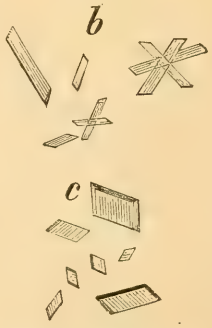
Haemoglobinkrystalle, a und b vom Menschen, c von Katze und Hund, d vom Eichhörnchen, e vom Meerschweinchen, f vom Hamster.

Durch Zusatz von Alcohol, Säuren, Alkalien, Metallsalzen wird es in einen globulinartigen Eiweissstoff und in den eigentlichen Blutfarbstoff, das Haematin, gespalten. Die rothe Farbe der Haemoglobinlösung geht bei dieser Zerlegung in ein schmutziges Braun über. Das Haematin lässt sich nur in Form eines schwärzlich grauen Pulvers darstellen; es ist im auffallenden Licht glänzend blauschwarz, giebt beim Reiben einen braunen Strich und hinterlässt beim Verbrennen eine Asche, die aus reinem Eisenoxyd besteht. Haematin enthält 8,8 pCt. Fe.

Haematin $C_{68}H_{70}N_8Fe_2O_{10}$, zu fast 5 pCt. im Haemoglobin enthalten (21 Gewichtstheile Haemoglobin geben 1 Th. Haematin), ist in Wasser, Alcohol und Aether unlöslich, leicht löslich in Alkalien, schwerer in Eisessig, rauchender Salzsäure und in warmem angesäuerten Alcohol. Seine alkalischen Lösungen erscheinen im durchfallenden Licht granatroth, in dünnen Schichten olivgrün, die sauren Lösungen braun.

Das sicherste und empfindlichste Mittel zum Nachweis des Blutes überhaupt bildet die Darstellung der von Teichmann entdeckten Haeminkrystalle. Das durch Abschaben des Blutflecks erhaltene trockene Pulver mischt man auf dem Objectträger mit einer Spur Kochsalz und versetzt dann reichlich mit Eisessig (wasserfreie Essigsäure), legt ein Deckglas darauf und verdampft vorsichtig über der Spiritusflamme bei Kochhitze. Der Rückstand zeigt zahlreiche mikroskopische, erst bei starken Vergrösserungen erkennbare, braune bis braunrothe, ziemlich spitze rhombische Plättchen (Fig. 2 b). Aus der kleinsten, ältesten Probe Blut, gleichviel auf welchem Stoff der Blutfleck haftet, lassen sich so mikroskopisch Haeminkrystalle gewinnen. Haemin ist salzsaures Haematin, es löst sich in verdünnten Alkalien leicht auf.

Fig. 2.



b. Haemin-, c Haematoidinkrystalle (Vergrösserung 300.)

Wo das Blut, sei es physiologisch, wie in den Eierstöcken bei der Menstruation (Corp. lutea) oder pathologisch, aus einem angerissenen Blutgefässe austritt, „extravasirt", da wandelt es sich im Laufe der Zeit zu einem, in kleinen schiefen rhombischen Säulen von gelbrother bis rubinrother Farbe krystallisirenden Körper um, Haematoidin von Virchow genannt (Fig. 2c). Dieser Körper ist eisenfrei; er soll mit dem Gallenfarbstoff, dem Bilirubin identisch sein.

Das Haemoglobin zeigt nach der Entdeckung von Hoppe-Seyler und Stokes sehr bemerkenswerthe Spectralerscheinungen. Bringt man eine wässerige Blutlösung so vor das Spectroskop, dass das Licht durch die Blutlösung hindurchgehen muss, bevor es durch den Spalt auf das brechende Prisma einfällt, so sieht man, dass alle Lichtarten des Sonnenspectrums mit Ausnahme des Roth kräftig absorbirt

Fig. 3.

Absorptionsbänder des Oxyhaemoglobin (I) und des reducirten Haemoglobin (II).

werden. Verdünnt man nun die Blutlösung durch Wasserzusatz mehr und mehr, so wird das ganze Spectrum sichtbar, zugleich sieht man aber zwei dunkle Streifen, zwei schwarze Bänder auftreten,

welche Absorptionsstreifen oder -Bänder heissen, und zwar der eine schmälere, scharf abgesetzte im Gelb zunächst der Frauenhoferschen mit D bezeichneten Natriumlinie und ein breiterer, aber etwas verschwommener Streifen im Grün, in der Nähe der Frauenhoferschen Linie E (Fig. 3, I). Eine Lösung welche 0,1 grm. Haemoglobin auf den Liter Wasser enthält (Verdünnung $^1/_{1000}$), lässt bei einer Dicke der Flüssigkeitsschicht von 1 Ctm. die Absorptionsstreifen noch gut erkennen. Diese Streifen kommen dem Oxyhaemoglobin zu, welches Sauerstoff locker gebunden enthält. Lösungen des Oxyhämoglobin zeigen eine hellrothe, scharlachrothe Farbe. Versetzt man eine Oxyhaemoglobinlösung mit reducirenden Substanzen z. B. Schwefelammonium, welche sich auf Kosten des Sauerstoffs oxydiren, so verschwinden beide Streifen, und statt ihrer tritt in der Mitte der gelbgrünen Spectralzone ein breiterer Absorptionsstreifen auf, es rücken gewissermassen beide Streifen zu einem zusammen (Fig. 3, II). Man nennt diesen Streifen das „Absorptionsband des reducirten Haemoglobin". Lösungen des reducirten Haemoglobin sind „dichroitisch", sie haben eine dunkelrothe, karmoisin- oder kirschrothe Farbe mit einem Stich ins Bläuliche und erscheinen in dünner Schicht grün. Auch bei der Fäulniss des Blutes unter Luftabschluss (im zugeschmolzenen Glasrohr) kommt diese Reduction zu Stande.

In den feuchten rothen Blutkörperchen ist Wasser zu fast 60 pCt. enthalten. Von dem rund 40 pCt. betragenden festen Rückstande sind 39 pCt. organische Stoffe, darunter Haemoglobin zu 30 pCt. Ausserdem findet sich darin eine Globulinsubstanz, ferner Lecithin und Cholestearin zusammen zu etwa 1 pCt. Von Aschebestandtheilen trifft man darin vorwiegend Kalium (0.5 pCt.) und Phosphorsäure (0.2 pCt.), ferner Calcium, Magnesium (0,15 pCt.) und Spuren von Chlor an. Natrium ist, wenn überhaupt, gegenüber dem Kalium nur in geringer Menge (zu etwa 0,1 pCt.) in der Asche der Blutkörperchen enthalten. Ebenso überwiegt der Gehalt an Phosphorsäure bei Weitem den an Chlor.

Bei der grossen Bedeutung, die dem Haemoglobin, wie später erhellen wird, für den Chemismus der Athmung zukommt, hat die Kenntniss des Haemoglobingehaltes im Blute ein nicht zu unterschätzendes Interesse. Diese Bestimmung lässt sich entweder durch Vergleichung der Farbe des mit gemessenen Wassermengen verdünnten Blutes mit einer Lösung von bestimmtem Gehalt an Haemoglobin oder durch Feststellung des Eisengehaltes ausführen, da 1 Th. Eisen auf 233 Th. Haemoglobin kommt (S. 16). Das Blut der Männer enthält 13—15,7, im Mittel nach Otto 14,5 pCt., das der Weiber nur 12 bis 13,7, im Mittel 13,3 pCt. Haemoglobin. Das Blut der übrigen Säugethiere weicht in seinem Gehalt nicht wesentlich von dem des Menschen ab; nur das vom Hund, Schaf, Rind und Kaninchen scheint ärmer an Haemoglobin zu sein, die Maximalwerthe erreichen hier kaum 10 pCt. Dagegen enthält das Blut der Vögel (Taube, Ente, Huhn, Gans) nach Müller 15,6—17,6 pCt. Haemoglobin; dieser hohe Haemoglobingehalt steht im Einklang mit der Lebhaftigkeit der Oxy-

dationsprocesse bei den Vögeln. Nach Beobachtungen von Panum, Zuntz und Cohnstein ist der Haemoglobingehalt im Blute von Neugeborenen grösser als bei der Mutter, doch schon in den ersten Tagen nach der Geburt sinkt der Gehalt an Blutfarbstoff ebenso wie der an festen Stoffen überhaupt sehr erheblich: so fand Subbotin bei jungen noch saugenden Hunden nur noch 3,5 pCt. Haemoglobin.

Ueber die Zahl der rothen Blutkörperchen in einem gegebenen Blutvolumen hat zuerst Vierordt Untersuchungen angestellt, mit denen die späteren von Welcker und nach einer vereinfachten Methode von Malassez, Hayem u. A. ausgeführten Bestimmungen genügend übereinstimmen. Die Methode besteht im Wesentlichen darin, dass ein in ein kalibrirtes Capillarrohr bis zu einer bestimmten Marke aufgesogener und dadurch seinem Volum nach gemessener Blutstropfen ($^1/_{100}$ Ccm.) durch nachgesogenes Blutserum oder eine die Blutkörperchen intact lassende Flüssigkeit z. B. 3 proc. Kochsalzlösung in der an das Capillarrohr angeblasenen bauchigen Erweiterung, welche genau 1 Ccm. fasst, auf das 100fache verdünnt und ein seinem Volum nach wieder gemessenes Tröpfchen des also verdünnten Blutes auf die Platte des Objectträgers ausgebreitet und mit Hülfe eines in Quadrate getheilten Glasmikrometers unter dem Mikroskope bei starker (300facher) Vergrösserung gezählt wird. Vierordt und Welcker fanden im Mittel etwa 5 Millionen Blutkörperchen auf den Cubicmillimeter Blut vom Menschen, und zwar bei Frauen etwas weniger, nämlich nur 4,5 Millionen, ferner während der Verdauung nach dem Mittagessen weniger, als während des nüchternen Zustandes. Aehnliche Werthe hat Stöltzing beim Rind, Hund und Kaninchen erhalten. Je kleiner die Blutkörper sind, in desto grösserer Zahl scheinen sie vorhanden zu sein; so sind im Ziegenblut über 10 Millionen Blutkörper im Cubicmillimeter Blut gezählt worden. Die Körperchenzahl im Gesammtblute dürfte für den Menschen auf 25, für das Pferd auf rund 100 Billionen zu veranschlagen sein. Innerhalb des ganzen arteriellen Gebietes soll beim Menschen, Hund und Kaninchen die Zahl der Blutkörperchen fast gleich sein, dagegen sehr differiren im Blut verschiedener Venen. Ebenso nimmt die Zahl der rothen Blutkörperchen nach wiederholten Aderlässen ab, auch ist sie bei der Bleichsucht (Chlorosis) und anderen Krankheiten geringer. In frühen Entwicklungsstadien beträgt die Zahl der rothen Blutkörper nach Zuntz und Cohnstein nur $^1/_2$—1 Million in 1 Cmm. Blut.

Neben den rothen Blutkörperchen machen sich in viel geringerer Zahl die farblosen oder weissen Blutzellen, auch Leukocyten genannt, bemerklich. Sie sind kugelrund, kommen in drei Grössen von etwa $^1/_{200}$, $^1/_{100}$ und $^1/_{80}$ Mm. im Durchmesser vor, sind farblos oder von mattgrauem Aussehen, erscheinen feinkörnig, gleichsam als wären sie mit einem feinen Staub überzogen. Auf Zusatz von Wasser oder verdünnter Essigsäure lassen sie einen bis drei meist excentrisch gelegene Kerne deutlich hervortreten: auch an ihnen ist eine Membran nicht nachzuweisen. Sie haben bei allen Thieren nahezu die gleichen Grössen, und zwar sind die grössten von ihnen grösser als die rothen

Blutkörper der Säugethiere (S. 13, 14) und daher kleiner als die der Vögel und vollends der Kaltblüter. Vermöge ihrer Klebrigkeit findet man sie im strömenden Blute zumeist der Gefässwand anhaftend. Die weissen Blutzellen besitzen, wie zuerst Lieberkühn beobachtet hat, die Fähigkeit ihre Gestalt zu verändern und eigene Bewegungen auszuführen. Unmittelbar nach ihrer Entfernung aus dem Blutstrom sieht man die farblosen Blutzellen des Frosches feine Fortsätze ausstossen und diese dann abwechselnd wieder einziehen; zugleich bewegen sie sich dadurch von der Stelle fort, im Innern der Zellen sieht man die Körnchen in lebhaft zitternder Bewegung. Der Zustand, in dem sie rund erscheinen, ist der der Ruhe und des Gleichgewichtes. Auch an den Blutzellen der Säugethiere sieht man analoge Bewegungserscheinungen, wenn man sie nach dem Vorgange von M. Schultze auf Bluttemperatur, also auf ca. 40° C. bringt. In einer Reihe niederer Organismen, der sog. Protoplasmathiere, bei den Amöben, welche den weissen Blutzellen ähnlich sind, begegnet man ähnlichen Protoplasmabewegungen mit Hilfe Ausstossens und Einziehens von Fortsätzen, daher man diese Bewegungen der weissen Blutzellen auch als „amöboid" bezeichnet.

Tropft man Milch oder Pigmentkügelchen auf das Objectfeld, so sieht man die weissen Blutzellen, analog den Amöben, Fortsätze ausstrecken, welche die Kügelchen ergreifen und wieder einziehen; so gelangen die Fett- oder Pigmentkügelchen in den Zellleib; man sagt wohl auch: die farblosen Blutzellen „fressen"; sie heissen deshalb „Phagocyten" (Fresszellen).

Die weissen Blutzellen sind ähnlich den Körperchen, die in der Lymphe, im Schleim und in den Transsudaten vorkommen. In der Lehre von der Entzündung haben sie durch die Entdeckung von Waller und Cohnheim die grösste Bedeutung gewonnen, insofern sie es sind, welche vermöge ihrer amöboiden Bewegungen die Gefässwand durchsetzen, „auswandern" und sich in den Geweben anhäufen: Eiterkörperchen sind ausgewanderte weisse Blutzellen.

Die Dichte der weissen Blutzellen ist grösser als die des Plasma, aber kleiner als die der rothen Blutkörperchen; daher senken sich bei gehemmter Gerinnung die rothen Blutkörperchen bis auf den Boden des Auffangegefässes, und darüber lagert eine schmale graue undurchsichtige Schicht, welche fast ausschliesslich aus weissen Blutzellen besteht (S. 8). In der Regel beträgt diese $^1/_{40}$ — $^1/_{50}$ von der Höhe der Blutsäule, ist aber bei allen den Zuständen, welche mit Vermehrung der weissen Blutzellen einhergehen, dem entsprechend höher. Im normalen Blut kommt eine weisse Blutzelle auf 350 rothe Blutkörperchen; ihre Zahl ist bei Frauen geringer, als bei Männern, steigt jedoch während der Schwangerschaft; ebenso werden sie auf der Höhe der Verdauung reichlicher und im nüchternen Zustande sparsamer. Unmittelbar nachdem das Blut aus der Ader gelassen ist, vollzieht sich, zumal bei mittleren und höheren Temperaturen, ein rapider Zerfall der weissen Blutzellen, deren Zahl bis auf $^1/_{10}$ sinken kann; dieser Vorgang ist für die Bildung von Fibrin von Bedeutung, worauf alsbald eingegangen werden soll.

Bei den wirbellosen Thieren bestehen die morphotischen Elemente des Blutes ausschliesslich aus farblosen Blutzellen; sie sind grösser als bei den Wirbelthieren. Bei den Insecten sind sie in einem gelben, beim Krebs in einem braunen Plasma aufgeschwemmt. Hinsichtlich ihrer chemischen Zusammensetzung sind unsere Kenntnisse höchst dürftig, gelingt es doch nicht, sie aus dem Blut zu isoliren. Höchst wahrscheinlich enthalten sie, wie die Protoplasmen, neben Wasser: Eiweissstoffe, etwas Fett (Lecithin) und Kohlehydrate (Glycogen) und Salze. Auch Säuren (Milchsäure), wahrscheinlich von der Zersetzung der Kohlehydrate herrührend, sind darin gefunden worden.

Aus den mit ihnen innig verwandten Eiterzellen hat Miescher, und zwar aus der Kernsubstanz einen Eiweisskörper dargestellt, das Nuclein, welches ausser C, H, O, N, S auch noch Phosphor, und diesen in beträchtlicher Menge (über 2 pCt.) enthält. In verdünnten Aetz- und kohlensauren Alkalien löslich, wird das Nuclein daraus durch Säuren oder Alcohol niedergeschlagen.

Einen dritten morphotischen Bestandtheil des Blutes hat neuerdings Bizzozero beschrieben, die sog. Blutplättchen, blasse farblose Scheibchen, etwa $^1/_3$—$^1/_4$mal so gross als die Leukocyten; sie sind äusserst vergänglich, ändern, aus dem Kreislauf entfernt, sehr bald ihre Gestalt, schrumpfen, zerfallen in kleinere Partikelchen und lösen sich schliesslich ganz auf. Im geronnenen Blute werden sie, in grösserer Zahl mit einander verklebt, zwischen den Fibrinfäden gefunden. Ihre Bedeutung ist noch streitig; vielleicht sind sie durch ihren Untergang an der Fibrinbildung betheiligt.

Chemischer Process der Fibringerinung. Da das Blutplasma flüssig ist, so kann es nicht das Fibrin selbst enthalten, sondern nur gewissermassen die Muttersubstanz des Fibrin, einen Stoff, aus dem sich Fibrin bilden kann, und diesen Stoff hat Alexander Schmidt, der sich um die Frage der Blutgerinnung die wesentlichsten Verdienste erworben hat, Fibrinogen genannt und ihn als zu den Globulinsubstanzen zugehörig erkannt. Das Fibrinogen wird aus dem Plasma durch Zusatz des mehrfachen Vol. conc. Magnesiumsulfatlösung ausgefällt. Es ist unlöslich in Wasser und in concentrirten Salzlösungen, löslich in 10procentiger Kochsalzlösung, ebenso in sehr verdünnten Aetz- und kohlensauren Alkalien. Schmidt hat nun gefunden, dass viele pathologische Flüssigkeiten, so die Transsudate seröser Höhlen, welche sich selbst überlassen nicht gerinnen (ausser bei der Temperatur des coagulirenden Eiweiss, ca. 75° C.), bald schneller, bald langsamer zur Gerinnung gebracht werden, sobald man ihnen einen Tropfen frischen oder defibrinirten Blutes oder einige Tropfen der aus frisch geronnenem Blute ausgepressten Flüssigkeit hinzufügt. Da nun in jenen Flüssigkeiten, ebenso wie im Blutplasma Fibrinogen nachweisbar ist, so nahm Schmidt an, dass das defibrinirte Blut oder die aus dem Gerinnsel ausgepresste Flüssigkeit, durch welche das Plasma in gleicher Weise wie jene Flüssigkeiten zur Gerinnung gebracht wird, einen anderen Eiweisskörper enthalte, der mit dem Fibrinogen zusammen das Fibrin liefert, und nannte diesen anderen ebenfalls globulinartigen Eiweissstoff „fibrinoplastische Substanz"; letz-

tere ist höchst wahrscheinlich mit dem Serumglobulin (S. 12) identisch. So unklar nun ungeachtet aller weiteren Untersuchungen der Process der Fibringerinnung noch in vielen Punkten ist, so kann doch soviel als festgestellt erachtet werden, dass einmal Fibrin sich nur bildet in Flüssigkeiten, welche Fibrinogen enthalten; dass aber Lösungen des letzteren Stoffes für sich noch kein Fibrin geben, sondern dazu noch eine besondere Einwirkung eines oder mehrerer Eiweisskörper erforderlich ist und dass dieser oder diese einwirkenden Körper von den farblosen Blutzellen geliefert werden, deren Zerfall in dem aus der Ader gelassenen Blute, wofern letzteres nicht rasch abgekühlt und auf 0° erhalten wird, sich rapide vollzieht (S. 20). Zum Zustandekommen des Processes bedarf es noch eines Gährungserregers oder Fermentes, das ebenfalls aus den farblosen Blutzellen bei deren Absterben entstehen soll; in diesem Sinne spricht man von einem „Fibrinferment".

Zur Darstellung des Fibrinfermentes fällt man nach Schmidt Blutserum mit dem 15—20fachen Vol. starken Alkohols, der mehrere Wochen über dem Niederschlage stehen bleibt, um die Eiweisskörper möglichst unlöslich zu machen. Der Niederschlag wird dann bei Zimmertemperatur getrocknet, fein gepulvert und mit destillirtem Wasser aufgenommen. Das Wasserextract enthält das Ferment; Zusatz weniger Tropfen davon zu einer serösen Flüssigkeit bringt letztere zur Gerinnung.

Quantitative Zusammensetzung des Blutes. Das Blut besteht rund zu $^2/_3$ seines Gewichtes aus Plasma und zu $^1/_3$ aus Blutkörperchen. Die Analysen des Pferde- und Hundeblutes von Hoppe-Seyler und die des Rinderblutes von Bunge haben folgendes ergeben:

In 100 Th. Blut.	Pferd.	Rind.	Hund.
Blutkörperchen	33,45	31,87	35,7
Feste Stoffe	13,23	12,75	15,38
Wasser	20,22	19,12	20,32
Plasma	66,55	68,13	64,3
Feste Stoffe	6,5	5,91	5,6
Wasser	60,05	62,22	58,7

100 Theile Plasma vom Pferdeblut enthalten:

Wasser	90,8
Feste Stoffe	9,2
Fibrin	0,4
Eiweiss	7,5
Fett	0,1
Extractivstoffe	0,4
Salze	0,8

Becquerel und Rodier fanden, als Mittel aus 19 (nach Hoppe-Seyler umgerechneten) Blutanalysen für das Menschenblut:

In 100 Theilen	Männer.	Weiber.
Wasser	77,9	79,1
Feste Stoffe	22,1	20,9
Fibrin	0,2	0,2
Haemoglobin	13,5	12,3
Eiweissstoffe	7,6	7,6
Fett	0,2	0,2
Extractivstoffe und Salze	0,6	0,6

Absolute Blutmenge der Thiere. Die Blutmenge, welche in einem Thier enthalten ist, lässt sich nach Welcker's Vorgang ziemlich scharf ermitteln dadurch, dass man zunächst das aus den Blutgefässen ausfliessende Blut auffängt, dann die einzelnen Organe zerhackt und so lange mit Wasser oder mit 0,6 proc. Kochsalzlösung extrahirt, als diese noch rothe Färbung annimmt, die gesammte Blutmenge incl. der wässerigen Auszüge vereinigt, und nun durch Farbenvergleich, ähnlich wie bei der Bestimmung des Haemoglobingehaltes (S. 18), ausprobt, wieviel Wasser zu 1 Ccm. des originären, zuerst ausgeflossenen Blutes gesetzt werden muss, um Gleichheit der Färbung mit der Gesammtlösung von Blut und Waschwässern zu erreichen. Um den Vergleich mit einer gleich dicken Flüssigkeitsschicht ausführen zu können, bedient man sich der von Hoppe-Seyler angegebenen Haematinometer, kleiner planparallelen Glasgefässe, die ein inneres Lumen von 1 Ctm. haben. Durch Division des Gesammtvolumens mit dem Volumen der durch Wasserzusatz gleich stark gefärbten Probemischung erhält man die Gesammtblutmenge. Bei der Reduction des Blutgewichtes auf das Körpergewicht ist von letzterem der Inhalt des Darmkanals als wechselnder Factor in Abzug zu bringen. Solche Bestimmungen sind von Welcker, Heidenhain, Panum und von Anderen ausgeführt worden und haben folgende Mittelwerthe ergeben: E: beträgt die Blutmenge beim Menschen und Hunde $^1/_{13}$, bei der Katze $^1/_{14}$, beim Pferd $^1/_{15}$ ($^1/_{13}$ nach Ed. Hering, $^1/_{18}$ nach Colin), beim Kaninchen und Meerschweinchen $^1/_{19}$, bei der Taube $^1/_{16}$, beim Hahn $^1/_{12}$, beim Frosch $^1/_{17}$ des Körpergewichtes. Bei einem neugeborenen Kinde fand Welcker nur $^1/_{19}$, Steinberg bei ganz jungen Hunden nur $^1/_{17}$, bei jungen Katzen nur $^1/_{18}$ des Körpergewichtes an Blut. In der späteren Zeit der Trächtigkeit steigt bei Hunden die Blutmenge des Mutterthieres auf über $^1/_{10}$ des Körpergewichtes an. Im Hungerzustande nimmt nach Panum die Blutmenge nur langsam ab.

Von theoretischer wie practischer Wichtigkeit ist die Veränderung des Blutes durch Blutverluste. Bei einem nicht unerheblichen Aderlass zeigen schon die zuletzt ausfliessenden Blutportionen eine andere Zusammensetzung als die zuerst entnommenen. Durch den Aderlass nimmt der Gehalt des rückständigen Blutes an rothen

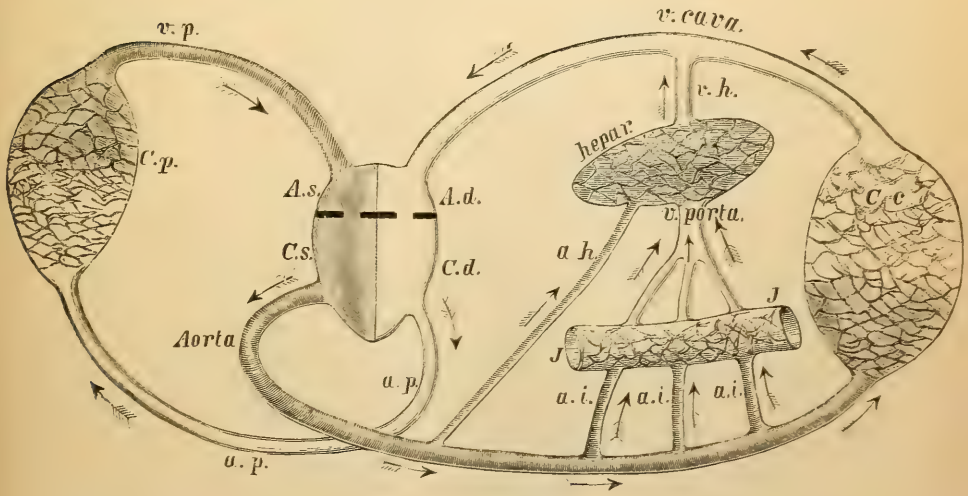
Blutkörperchen um so mehr ab, sein Gehalt an Wasser um so mehr zu, je grösser die Menge des aus der Ader gelassenen Blutes gewesen ist. Verhältnissmässig schnell wird bei sonst gesunden Menschen und Thieren und bei guter Ernährung ein selbst erheblicher Blutverlust ersetzt. Tolmatscheff hat einem Hunde von 11,5 Kgrm. innerhalb 71 Tagen und zwar in Zwischenräumen von 10—18 Tagen so viel Blut entzogen, als seine Blutmenge zu Anfang des Versuches betragen haben konnte, nämlich 0,87 Kgrm. $= {}^1/_{13}$ des Körpergewichtes. Ja das Körpergewicht und der Haemoglobingehalt des Blutes stieg in den Intervallen zwischen den ersten 3—4 Aderlässen noch an, obwohl die Nahrung dieselbe blieb. Daraus geht hervor, dass der Hund in 71 Tagen ziemlich so viel Blutkörperchen neugebildet hat, als er überhaupt davon besessen hatte. Nach Entziehung von ${}^1/_7$ des Gesammtblutes von Hunden fand Buntzen schon nach 7 Tagen, nach Entziehung von ${}^4/_7$ des Gesammtblutes erst nach 34 Tagen die Blutkörperchen wieder vollzählig. Pferden will man ohne Nachtheil innerhalb 8 Tagen bis zu 25 Kgrm. Blut entzogen haben.

Auf Grund zahlreicher Erfahrungen scheint es festzustehen, dass die Transfusion, die Ueberleitung des defibrinirten Blutes von einem Individuum in die Venen oder Arterien eines anderen derselben Species bei durch erschöpfende Blutverluste aufs Aeusserste heruntergekommenen Menschen oder Thieren lebensrettend wirken kann. Die übergeleiteten rothen Blutkörperchen bleiben auch in der neuen Blutbahn functionsfähig. Milne-Edwards und Landois haben auch gezeigt, dass dasselbe der Fall ist, wenn man Blut von einem Thiere einem anderen von derselben Gattung, aber einer anderen Species in die Adern überleitet; so können Pferd und Esel, Hund und Fuchs, Hase und Kaninchen ihr Blut ohne Nachtheil bei reichlicher Transfusion gegen einander austauschen. Dagegen kann das Blut von einem Thiere z. B. Kaninchen oder Schaf das Blut einer anderen Gattung z. B. Hund nicht nur nicht ersetzen, vielmehr zerfällt es innerhalb der neuen Blutbahn. Es wird also fremdes Blut in den Adern eines Thieres stets zerlegt, sobald es nicht von derselben oder einer sehr nahe stehenden Species herrührt, und diese Zersetzung der Blutkörperchen giebt zu einer Reihe von functionellen Störungen Veranlassung (Ausscheidung von Blut- und Gallenfarbstoff durch den Harn, Athmungsbeschwerden u. A.), die um so erheblicher sind, ja das Leben des Thieres bedrohen können, je grösser die Quantität des eingeführten fremden Blutes gewesen ist. Neuere Erfahrungen von Armin Köhler lehren, dass auch defibrinirtes Blut derselben Species gelegentlich sehr gefährliche Folgen haben kann, weil dasselbe, Fibrinferment und fibrinoplastische Substanz enthaltend, weitverbreitete Gerinnungen im Blute des Empfängers bewirken kann. Seitdem man nun erkannt, dass die Gefahr erschöpfender Blutverluste zumeist auf der so geringen Füllung des Gefässsystems beruht, hat man mit gutem Erfolge Infusion von ${}^3/_4$ proc. Kochsalzlösung in die Venen der Transfusion defibrinirten Blutes substituirt. Gelegentlich des Blutdrucks wird hierauf noch zurückzukommen sein.

2. Die Bewegung oder Circulation des Blutes.

Das Blut als Träger aller für den Stoffwechsel und die Ernährung der Gewebe erforderlichen Stoffe muss, um dieser Aufgabe zu genügen, innerhalb des Röhrensystems, in dem es, gegen die Gewebe allseitig abgegrenzt, eingeschlossen ist, zu allen Organen gelangen können; es muss also eine stetige Bewegung des Blutes unterhalten werden, und diese wird ermöglicht durch eine Pumpvorrichtung, das Herz. Von einem sehr frühen Zeitpunkte der Fötalperiode der Thiere, etwa von der Mitte der dritten Woche ab, bis zum Lebensende geht die Thätigkeit dieses Pumpwerkes stetig und unablässig vor sich. Das gesammte Röhrensystem der Blutgefässe nimmt vom Herzen als dem Centrum der Blutbewegung seinen Ausgang und kehrt eben dahin wieder zurück. Die Blutgefässe bilden demnach ein in sich zurücklaufendes, geschlossenes Röhrensystem. Vom Herzen wird das Blut durch Gefässe, Arterien genannt, nach der Peripherie geleitet und kehrt von dort durch andere Gefässe, die Venen, wieder zum Herzen zurück; stets erfolgt die Bewegung des Blutes in derselben Richtung vom Herzen nach den Arterien und von den Venen wieder zum Herzen zurück. Zwischen den Endausbreitungen der Arterien und den Anfängen der

Fig. 4.



Schema des Kreislaufs.

Venen ist ein Netz feinster, nur mikroskopisch erkennbarer Röhrchen eingeschaltet, das sog. Capillarsystem. Die Entdeckung des Blutkreislaufes (Fig. 4), wie man diese Form der Bewegung nennt, ist das grosse Verdienst William Harvey's (1828).

Die Mechanik des Herzens.

Das Herz besteht bei Säugethieren und Vögeln aus vier Höhlen, zwei Vorkammern, Atrien und zwei Kammern, Ventrikel, bei den Amphibien aus zwei Vorkammern und einer Kammer, bei den Fischen aus einer Vorkammer, einer Kammer (und der aus dieser entspringenden Aortenanschwellung). Man unterscheidet die beiden Vorkammern als die rechte und die linke und ebenso die beiden Ventrikel. Es stehen miteinander in directer Verbindung nur die rechte Vorkammer mit der rechten Kammer und ebenso die linke Vorkammer mit der linken Kammer durch grosse Oeffnungen, welche die Ostia venosa heissen. Bei den Säugethieren ist, entsprechend der Trennung des Herzens in eine linke und eine rechte Hälfte, auch der Kreislauf gewissermaassen in zwei Hälften zerlegt: in den grösseren oder Körperkreislauf und in den kleineren oder Lungenkreislauf (Fig. 4). Von der linken Herzkammer (C. s.) ausgehend, tragen die Arterien, die Aorta und deren Verzweigungen das Blut nach dem gesammten Körper (C. c.) (die Lungen ausgenommen); durch ein Venenpaar, die Hohlvenen (v. cava) kehrt das Körperblut zur rechten Vorkammer (A. d.) zurück. Von dieser gelangt es in die rechte Kammer (C. d.), wird von da durch die Lungenarterie (A. p.) in die Lungen getrieben, durchsetzt dort das Capillarnetz (C. p.) und kehrt durch die Lungenvenen (v. p.) zum linken Vorhof (A. s.) zurück, um von dort durch die linke Kammer (C s.) wieder in den Körperkreislauf getrieben zu werden. So werden gewissermassen die beiden zwischen ihren Enden noch offenen Halbringe des Kreises durch das Herz zu einem Ring geschlossen. Jedes Bluttheilchen, das aus dem Körperkreislauf zum Herzen zurückkehrt, muss, bevor es von Neuem in den Körperkreislauf gelangt, die Lungen passiren. Man kann daher auch den Lungenkreislauf als zwischen Ende und Anfang des Körperkreislaufes eingeschaltet auffassen.

Der Körperkreislauf besitzt noch gewissermassen eine Nebenschliessung in Form des sog. Pfortaderkreislaufes. Die den Magen, Darm und die Milz versorgenden Arterien a. i. (Art. coeliaca, meseraica sup. und inf.) bilden Capillaren (in der Fig. auf dem Segment des Darms J angedeutet), aus denen drei Venenstämme hervorgehen, die Vv. gastricae, meseraicae und lienalis, welche sich zur V. portae sammeln. Diese löst sich, vereint mit der Art. hepatica (a. h.), in der Leber (hepar) von Neuem in ein Capillarsystem auf, aus dem die Vv. hepaticae (v. h.) hervorgehen, welche in die V. cava inf. einmünden.

Bau des Herzens. Die Kammern und die Vorkammern haben eine Wand gemeinsam, nämlich die, mit welcher sie aneinander stossen, das Septum, die Scheidewand zwischen den Kammern resp. Vorkammern. In der Kammer hat die Scheidewand einen gewölbten Verlauf, sie kehrt ihre Convexität der rechten und ihre Concavität der linken Herzkammer zu, daher die linke Kammerhöhle auf einem der Herzbasis parallel geführten Querschnitt eine mehr runde oder

elliptische, die rechte eine mondsichelförmige Gestalt besitzt. Die Wand der rechten Kammer ist nach Henle etwa nur halb so dick als die der linken Kammer. Das Herz ist ein muskulöses Hohlorgan, seine Wandungen werden von quergestreiften Muskelfasern gebildet. Wie jedem anderen Muskel kommt dem Herzmuskel Contractilität zu d. h. das Vermögen, sich auf gewisse Einwirkungen zu verkürzen und zwar schnell und zugleich in der ganzen Zahl seiner Muskelfasern.

Die Muskelfasern des Herzens haben die Eigenthümlichkeit, dass die sie zusammensetzenden Fäden viel dünner als die sonst vorkommenden sind, dass sie des Sarcolemm, jener elastischen structurlosen röhrenförmigen Hülle, welche den contractilen Inhalt umschliesst, entbehren, dass ferner die Muskelkerne innerhalb der contractilen Substanz liegen und dass endlich die Muskelfäden vielfach sich verzweigen und mit einander anastomosiren. Auch sind die Muskelfäden nicht durch Bindegewebsscheiden zu primären, secundären etc. Bündeln zusammengefasst, vielmehr füllt die zwischen den verzweigten Muskelfäden übrig bleibenden Lücken ein lockeres Bindegewebe aus, durch welches die bindegewebigen, an elastischen Fasern reichen Grundlagen des Epi- und Endocards mit einander zusammenhängen; die beiden letzteren sind nach der Herzbeutel- bezw. Ventrikelhöhle mit einer einfachen Lage von Plattenepithel bekleidet.

Das Herz der Säugethiere enthält zwei von einander vollständig geschiedene Systeme von Muskelfasern, eins für die Vorkammern und eins für die Kammern, welche von einander durch die Faserringe, die Annuli fibrosi, welche die Ostia venosa umgeben, getrennt sind. In den Faserringen findet sich beim Pferd Faserknorpel, bei den Wiederkäuern sogar Verknöcherungen. Durch Einlegen des Herzens in conc. Salzsäure kann man nach Aeby die Faserringe auflösen, das Herz zerfällt dann in zwei, aus Vorkammern und Kammern bestehende Theile. Die Muskulatur der Vorkammern ist im Allgemeinen in zwei Schichten angeordnet, deren Fasern sich rechtwinklig kreuzen, einer äusseren dem Faserring fast parallel laufenden und einer inneren senkrecht darauf stehenden, bogenförmig nach oben verlaufenden, welche also gewissermassen das Dach der Vorkammern bilden hilft; ein Theil dieser Fasern verläuft um beide Vorkammern gemeinschaftlich, bildet einfache Schleifen und doppelte (8förmige) Schleifen, sog. Achtertouren. Ausserdem finden sich circuläre Muskellagen um die Einmündungsstellen der grossen Venen, der Hohlvenen und der Lungenvenen, in die Vorkammern. Die Muskulatur der Ventrikel bilden hauptsächlich kreisförmige Fasern, welche sich in allen Richtungen kreuzen. Der linke Ventrikel allein hat eine selbständige Muskulatur; die des rechten ist zum Theil dem linken entlehnt. Man kann nach C. Ludwig hier zwei Hauptsysteme von Muskelfasern unterscheiden: die eine Fasergruppe vom äusseren Rand eines Faserringes ausgehend verläuft zunächst auf der Oberfläche bis hinunter zur Herzspitze, biegt hier um, gelangt zur Innenfläche und steigt nun in den Fleischbalken empor bis zum inneren Rand des Faserringes, sodass Anfang und Ende sich mehr oder weniger diametral gegenüberliegen. Umgekehrt enden Fasern, welche von dem Innenrand des Faserringes entspringen, nach

bogenförmigem Verlauf an dem äusseren Rande des Ringes, ebenfalls fast diametral gegenüber. Hier kommt noch die Abweichung vor, dass ein Theil dieser Fasern da, wo sie umbiegen und sich durch die Dicke der Herzwand nach innen wenden, eine kurze Schleife bilden und dann an der Innenfläche in den Papillarmuskeln enden. Zwischen dem äusseren und inneren Schenkel dieser sog. Hauptmuskulatur liegt die Nebenmuskulatur; sie verläuft in einer Doppelschleife, in sog. Achtertouren herum, sodass Ursprung und Ende auf der Aussenfläche des Herzens einander sehr nahe liegen. Ziehen diese einander mannichfach durchkreuzenden und die Herzwand nach allen Richtungen hin umschnürenden Fasern sich gleichzeitig zusammen, so wird dadurch der Hohlraum des Herzens verengt, ja zum Verschwinden gebracht.

Herzschlag. Am freigelegten Froschherzen sieht man zuerst die Vorkammern, alsdann die Kammer sich zusammenziehen, es folgt eine kurze Pause, während deren beide Herztheile erschlafft, in Ruhe sind und strotzend mit Blut gefüllt werden, dann beginnt wieder die Contraction der Vorkammern, hernach der Kammer, auf welche die Pause folgt, und so spielt sich der Vorgang continuirlich in derselben Reihenfolge ab. Der Akt der Zusammensetzung heisst Systole; er giebt sich kund durch eine dabei eintretende Verkleinerung des Volumens und das Erblassen des betreffenden, während der vorhergegangenen Erschlaffung, der Diastole, strotzend gefüllten Herzabschnittes. Die Contraction des Herzens ist in der Norm immer eine maximale, indem sowohl der Vorhof als die Kammer bei ihrer Systole alles in ihnen enthaltene Blut austreiben; die Contraction erstreckt sich über die sämmtlichen Muskelfasern eines Herzabschnittes, sie ist also auch total. Während aber die Systole der Kammer gleichzeitig die ganze Kammermuskulatur umfasst, beginnt die Systole der Atrien an der Einmündungsstelle der grossen Venen und pflanzt sich von da schnell, aber nicht momentan bis zur Atrioventricular grenze fort. Mit der Systole der Kammern beginnt gleichzeitig die Diastole der Vorkammern und dauert so lange, dass ihr Ende noch mit dem Anfang der unmittelbar folgenden Kammerdiastole zusammenfällt, und das ist die Herzpause, welche mit Beginn der neuen Vorkammersystole endigt. Den einmaligen Ablauf von Systole der Vorkammern und Herzkammer bezeichnet man als Herzschlag oder Pulsation. An beiden Vorkammern gehen ebenso wie an beiden Kammern die Erscheinungen stets parallel und gleichzeitig, synchronisch vor sich; es contrahiren sich also gleichzeitig beide Vorkammern resp. Kammern und ebenso gehen beide gleichzeitig in Erschlaffung über. Dagegen erfolgt die Thätigkeit der Vorkammern und Kammern abwechselnd, alternirend. Die Ordnung, in welcher die verschiedenen Zustände in den einzelnen Herzabtheilungen folgen, nennt man den Rhythmus der Herzthätigkeit.

Die Systole entspricht nach Kronecker einer einfachen, aber zeitlich sehr verlängerten Zuckung; die Dauer der systolischen Muskelzusammenziehung ist vielmals (bis 10mal) länger als die Zuckungsdauer eines Skeletmuskels.

Die Herzpumpe und deren Ventile. Das Herz ist einem Pumpwerk vergleichbar, dessen Druck- und Saugwirkungen die Bewegung des Blutes bedingen. Wie bei der Saug- und Druckpumpe infolge jeder Aufwärtsbewegung des Pumpkolbens sich das untere Ventil (Bodenventil) öffnet und das Wasser in die Höhe dringen lässt, während das im Kolben selbst oder im sog. Steigrohr angebrachte Ventil sich schliesst, und umgekehrt bei jedem Niedergange des Kolbens das Bodenventil sich schliesst und durch das Kolbenventil, das sich nun öffnet, ein Flüssigkeitsquantum ausgetrieben wird, ebenso saugt jeder Herztheil bei seinem Uebergang in Erschlaffung Blut ein, um es bei der nachfolgenden Systole fortzutreiben. Dass die Bewegung des Blutes durch das Herz stets nur in einer Richtung erfolgen kann, in der Richtung von den Vorkammern nach den Kammern und von diesen nach den Arterien, ist durch Ventile ermöglicht, den Klappenapparat des Herzens. Das Endocard bildet rings um das Ostium venosum herum eine Falte, eine Duplicatur, zwischen deren beiden Schichten noch Faserzüge aus dem fibrösen Ring zur Unterstützung und Verstärkung sich einschieben. Diese nach abwärts in den Ventrikel kegelförmig hineinragende Ringmembran ist nun fast ihrer ganzen Länge nach durchschnitten, sodass Zipfel entstehen und zwar im rechten Herzen drei, daher die Bezeichnung: Valvula tricuspidalis, im linken Herzen zwei Zipfel: Valvula bicuspidalis (mitralis). Damit diese Klappenzipfel nicht bei der Contraction der Kammern umschlagen können, sind die freien Ränder der Zipfel an die von den Papillarmuskeln abgehenden Sehnenfäden, Chordae tendineae, geheftet: weil sie ebenso, wie das freie Ende des Segeltuches durch Taue, befestigt sind, heissen diese Klappen nach E. H. Weber „Segelventile“. Zieht sich die Kammer zusammen, so hebt sich die Herzspitze den fibrösen Ringen der Ostia venosa entgegen, und es würden, wenn die Sehnenfäden dieselbe Länge behielten, wie z. B. wofern sie direct am Endocard befestigt wären, sich die Tricuspidal- oder Mitralsegel tief in die Vorkammern hineinwölben können. Nun contrahiren sich aber gleichzeitig auch die Papillarmuskeln der Kammer, aber in entgegengesetzter Richtung als die übrige Herzwand, sodass sie zu ganz flachen Warzen werden; dadurch bleiben die Klappen vermöge der an ihnen und den Papillarmuskeln anhaftenden Sehnenfäden gespannt. Die verkürzten Papillarmuskeln erhalten sogar die Klappenzipfel so weit herabgezogen, dass die geschlossenen Klappen während der ganzen Kammersystole einen mit ihrer Spitze in die Kammer hinabragenden Kegel bilden. Zur grösseren Sicherheit des Verschlusses gehen secundäre Sehnenfäden zu Punkten der unteren, der Innenwand des Ventrikels zugewandten Klappenfläche und ferner Sehnenfäden von einem Papillarmuskel zu zwei Zipfeln; so werden beim Spannen der Sehnenfäden die einander zugewandten Zipfelflächen fester an einander gedrückt. Contrahiren sich die Vorkammern und erhöhen damit den Druck auf das in ihnen eingeschlossene Blut, so sucht dieses durch die freien Oeffnungen, die Einmündungen der grossen Venen (Hohl- resp. Lungenvenen) und das Ostium venosum auszuweichen. Wie erwähnt, befindet

sich aber um die Einmündungsstellen der grossen Venen eine circuläre Faserschicht. Da nun die Verkürzung der Vorkammern an der Einmündungstelle der grossen Venen beginnt, so sind während der Systole dieser die Venenmündungen sehr verengt, wenn nicht gar verschlossen, daher der Abfluss des Blutes in die grossen Venen ebenso wie der Zufluss aus denselben gehemmt ist. Somit kann das Blut nur durch das Ostium venosum in die Kammerhöhle eintreten. Es wird in die Kammerhöhle gepresst, so lange die Contraction der Vorkammern dauert. Folgt nun die Kammersystole und wird dadurch der Druck auf das Kammerblut vermehrt, so sucht dieses durch die vorhandenen Oeffnungen dahin auszuweichen, wo ein niederer Druck herrscht, also nach den Vorkammern und arteriellen Ostien, dringt zwischen Kammerwand und die dieser zugekehrte untere Fläche der Klappenzipfel, bläht diese segelartig auf, „stellt sie" und presst sie so auf's Genaueste gegen einander, dass gleich nach Beginn der Kammersystole kein Tropfen Blut nach der Vorkammer zurückkehren kann Es bleibt daher dem Blute nur der andere Ausweg durch die Oeffnungen der grossen Arterien (Aorta, Pulmonalis). Betrachtet man die geschlossenen Segelventile von oben, von den Vorkammern aus, so erblickt man rechts einen dreiästigen, links einen einfachen, zuweilen zweiästigen Schlitz entsprechend den oberen Schliessungsrändern der an einander gelagerten Klappenzipfel.

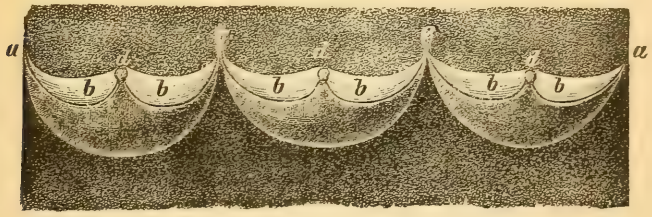
Will man die Güte des Klappenschlusses erproben, so führt man durch die Aorta eines Rinder- oder Hundeherzens eine lange Glasröhre bis tief in den Ventrikel, bindet diese in der Aorta fest und füllt nun durch das Rohr die Kammerhöhle mit Wasser. Man sieht alsdann die Wassersäule im Glasrohr auf einer gewissen Höhe stationär bleiben, also fliesst nunmehr kein Wasser in die Vorkammer ab, die Zippelklappen sind geschlossen. Schneidet man den oberen Theil der Vorkammer ab, so kann man den Klappenschluss direct beobachten. Die Wirkung ist die nämliche, als ob die Kammer sich zusammengezogen und einen Druck auf ihren Inhalt erzeugt hätte, der bei diesem Versuch durch die Wassersäule im Glasrohr ausgeübt wird.

Die Systole der Vorkammern trägt zum schnelleren und vollständigeren Schluss der Zipfelklappen bei, wie dies Baumgarten ausgeführt hat. Durch die Contraction der Vorkammern wird deren Inhalt in die bereits gefüllte diastolische Kammer eingepresst und dadurch das Kammerblut unter solchen Druck versetzt, dass sich die Klappen stellen; im Augenblick, wo die Vorkammern den letzten Blutstropfen ausgetrieben haben, sind die Klappen geschlossen. Jetzt beginnen die Kammern sich zu contrahiren und pressen ihren ganzen Inhalt in die arteriellen Ostien ein. Während dessen haben sich die diastolischen Vorkammern wieder mit Blut gefüllt. Fehlten die Vorkammern, so würde während der ganzen Dauer der Kammerdiastole das Blut aus den Venen eingesogen werden. Indess sehr bald nach Beginn der Kammerdiastole gehen die Vorkammern aus der Diastole in Systole über und sperren dadurch den Zufluss und Abfluss aus dem Venensystem ab, während die gespannten Kammern noch in Diastole

verharren. Die Vorkammern stellen demnach Reservoirs vor, aus denen die entleerten Ventrikel auf's schnellste wieder gefüllt werden.

Hat der Ventrikel seinen Inhalt in das arterielle Ostium entleert und hört dann mit Beginn seiner Erschlaffung der von ihm ausgeübte Druck auf, so würde das in die Arterien gepresste Blut in den Ventrikel zurückströmen, regurgitiren können, wenn nicht die an den Ostien angebrachte Klappenvorrichtung den Rückweg verschlösse. Diese Klappen, drei an Zahl, die Valvulae sigmoideae oder semilunares (Fig. 5) sind so an den Ostien angebracht, dass sie mit der Arterien-

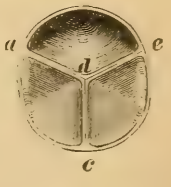
Fig. 5.



Semilunarklappen beim Menschen.

wand je eine Tasche bilden, ac, ce, ea, nach Art der bekannten Wagentaschen, daher sie nach E. H. Weber auch „Taschenventile" heissen. Beim Menschen trägt der obere halbmondförmige freie Klappenrand in der Mitte ein Knötchen, den Nodulus Arantii, d, zwischen diesem und dem Anheftungspunkt des freien Randes an die Arterienwand erstrecken sich mondsichelförmige Ausbreitungen, die Lunulae, abd, dbc, cbd, dbe, ebd, dba. Die Noduli und Lunulae fehlen nach Retzius den Thieren gänzlich. Das Blut, das mit Beginn der Diastole des Ventrikels, sobald der von letzterem ausgeübte Druck nachlässt und somit der Druck im Anfangstheil der Arterien grösser wird als im Ventrikel, nach allen Seiten, also auch nach dem Ventrikel zu auszuweichen strebt, fängt sich in den Klappentaschen, bläht sie auf und legt sie mit ihren freien Rändern an einander (Fig. 6), sodass sich letztere in der Figur eines dreistrahligen Sterns berühren, dessen Mittelpunkt die an einander treffenden Noduli, d, bilden. Es berühren sich aber, wenigstens beim Menschen, nicht nur die freien Ränder, sondern vielmehr die mondsichelförmigen Ausbreitungen je zwei aneinander stossender Klappen, die deshalb auch „Anlagerungstheile der Klappen" heissen, sodass durch diese flächenhafte Aneinanderlagerung die Sicherheit des Klappenschlusses wesentlich erhöht wird. Je grösser der Druck ist, der auf den Klappen lastet, desto fester werden die Anlagerungstheile an einander gepresst. Doch genügt schon für den Verschluss, wie die Erfahrungen an Thieren, die der

Fig. 6.



Semilunarklappen geschlossen, von oben gesehen.

Lunulae entbehren, zeigen, die Aneinanderlagerung der freien Klappenränder. Die Länge der letzteren vom Anheftungspunkt bis zum Nodulus muss mindestens dem Radius des Arterienrohrs gleich sein.

Um sich von dem Mechanismus der Klappen zu überzeugen, schneidet man die Aorta oder Pulmonalarterie so von dem Ventrikel ab, dass in ersterer noch die Klappen zurückbleiben, und bindet oberhalb der Klappen in die Arterie eine lange Glasröhre ein, die man von oben mit Wasser füllt. Zunächst fliesst ein wenig Wasser durch das untere Ende aus, dann stellen sich die Klappen und tragen den Druck der über ihnen lastenden Wassersäule. Oder man nimmt das Herz in die flache Hand und giesst in die, ein Zoll über den Klappen abgeschnittene Pulmonalis oder Aorta aus einer Spritzflasche Wasser ein; man sieht dann die Klappen sich stellen und ihre Ränder in Form eines dreizipfeligen Sterns sich berühren; nunmehr läuft kein Tropfen Wasser in den Ventrikel zurück.

„Insufficienz" nennt man den pathologischen Zustand, bei welchem infolge Substanzverlustes an den Klappenflächen das Blut in den Ventrikel regurgitiren kann; es entstehen dadurch tiefgreifende functionelle Störungen.

Hat nun am Ende der Systole der Ventrikel seinen Inhalt entleert, sodass die Wandungen desselben infolge Verschwindens des Hohlraums dicht aneinander liegen, und beginnt nun die Erschlaffung, so schnellen die aufeinander gepressten Herzwandungen vermöge ihrer Elasticität auseinander. Dadurch entsteht, gleich wie in einem zusammengepressten Kautschukballon in dem Momente, wo die drückende Kraft nachlässt, ein Hohlraum, zu dessen Anfüllung das Blut nach dem Ventrikel angesogen wird. Beim Herzmuskel kommt zu der Elasticität noch ein anderes wesentliches Moment hinzu. Wenn die Herzwandungen sich energisch contrahiren, so werden auch die in ihnen verlaufenden Blutgefässe, die Aa. und Vv. coronariae cordis, so zusammengepresst, dass ihr Inhalt aus dem Herzen herausgedrängt wird. In dem Moment, wo die Erschlaffung des Ventrikels beginnt, strömt das Blut unter dem Aortendruck in die Herzarterien ein, dadurch werden die Herzwandungen schnell und kräftig aufgeblasen und so die Diastole aus einem rein passiven Akt zu einem in gewissem Grad aktiven Vorgang. Der Vergleich des Herzens mit einer vereinigten Druck- und Saugpumpe ist daher durchaus zutreffend.

Die Kranzarterien des Herzens entspringen aus dem Anfangstheile der Aorta und zwar so, dass die an die Aortenwand angelegten Klappen nach Brücke die Mündungen jener verlegen sollen. Brücke hat daraus abgeleitet, dass das Blut in die Herzwände nicht während der Kammersystole, sondern erst zu Beginn der Kammerdiastole unter dem hohen, am Ende der Systole in der Aorta bestehenden Druck einströmen könne. Durch dieses Einströmen des Blutes in die erschlafften Kammerwände sollte die diastolische Erweiterung des Herzens wesentlich unterstützt und dadurch die passive Herzdiastole zu einem gewissermassen activen Vorgange werden, die sog. „Selbststeuerung des Herzens". Indess kann der Verschluss der Mündungen der Kranzarterien durch die angelegten Klappen, wenn überhaupt, nur höchst unvollständig sein, weil der freie Rand der Aortenklappen

beim Menschen, Hund und Pferd kaum bis an die Mündungen der Kranzarterien heranreicht.

Capacität der Herzhöhlen. Vor anderen Pumpvorrichtungen hat das Herz den Vorzug, dass, während bei jenen die Saug- und Druckwirkungen in zwei, zeitlich aufeinanderfolgenden Momenten erfolgen, beim Herzen infolge der alternirenden Thätigkeit der Vorhöfe und Ventrikel beide Wirkungen gleichzeitig stattfinden. Während die Ventrikel ihren Inhalt in die Arterienstämme pressen, aspiriren die Vorhöfe aus dem Venensystem ein neues Blutquantum, um es im nächsten Augenblick, sobald der Ventrikel erschlafft, diesem zu überliefern. Somit stellt das Herz gewissermassen zwei miteinander verwachsene, gleichzeitig arbeitende Saug- und Druckpumpen vor. Daraus und aus der synchronischen Thätigkeit beider Ventrikel folgt zugleich, dass die Menge des von jedem einzelnen Ventrikel bei dessen Systole ausgetriebenen Blutes dieselbe sein muss. Denn würde der eine von ihnen mehr Blut bei der Systole pumpen als der andere, so müssten sich die Ueberschüsse im Gebiete des Lungen- oder des Körperkreislaufes anstauen und insbesondere für ersteren zu einer höchst bedrohlichen Blutübertüllung führen, während in dem anderen Theil des Röhrensystems sich Blutmangel, verminderte Füllung der Gefässe einstellen würde. Die mittlere Blutmenge, welche in der Norm bei einer Ventrikelsystole in die Arterien entleert wird, also auch die Capacität der Kammerhöhlen schätzen Volkmann und Vierordt für den erwachsenen Menschen auf rund 180 Ccm. = 188 bis 190 Grm. Blut, für die Säugethiere (Pferd, Schaf, Ziege, Hund) überhaupt auf $^1/_{400}$ bis $^1/_{350}$, im Mittel auf $^1/_{375}$ des Körpergewichtes. Danach würde bei einem 400 Kgrm. schweren Pferde die Capacität jedes Ventrikels 1,07 Kgrm. oder rund 1 Liter Blut entsprechen. Jeder der beiden Ventrikel fasst rund $^1/_{30}$ der gesammten Blutmenge; also wird bei jeder Kammersystole $^1/_{15}$ vom Gesammtblut in die Arterien getrieben. Die Kammern sind bemerkenswerther Weise geräumiger als die Vorkammern, deren Capacität beim Menschen auf etwa 130 Ccm. veranschlagt wird.

Systolische Form- und Lageveränderung des Herzens. Die Basis des diastolisch erschlafften Ventrikels bildet eine Ellipse, deren grosse Axe von rechts nach links, deren kleine Axe von der Bauch- zur Rückenfläche geht; die Herzbasis ist also von vorn nach hinten abgeplattet. Die Längsaxe des Herzens, die Verbindunglinie des Mittelpunktes der elliptischen Basis mit der Herzspitze, bildet mit der Herzbasis einen stumpfen Winkel, sodass das Herz nach der Spitze zu gewissermassen herabhängt. Erfolgt nun die Systole, so gehen nach C. Ludwig im Wesentlichen folgende Veränderungen vor sich: Die elliptische Basis wird annähernd kreisrund, sodass der Querdurchmesser sich beträchtlich, fast um $^1/_3$ verkleinert, sehr wenig nur der Dickendurchmesser; ist das Herz stark abgeplattet, so kann der Dickendurchmesser sogar noch etwas zunehmen, der vorderste Punkt der Herzbasis sich ein wenig vorwölben. Die Längsaxe der Ventrikel

wird kürzer und richtet sich auf, bildet nun mit der Basis fast einen rechten Winkel, sodass die Herzspitze dem Mittelpunkt der Herzbasis senkrecht gegenübersteht d. h. die Herzspitze wird bei der Systole emporgehoben und ihr Abstand von der Herzbasis verringert. Mit anderen Worten: aus der Form eines stark abgeplatteten schiefen Kegels wird bei der Systole ein im Längsdurchmesser verkürzter gerader Kegel mit fast kreisrunder Basis und senkrecht über deren Mitte stehender Spitze.

Die Aufrichtung des systolischen Herzens wird auch als als „Hebelbewegung des Herzens" bezeichnet.

Bei geöffnetem Thorax und Unterhaltung künstlicher Athmung sieht man das Herz eine Bewegung machen, die schon Harvey bekannte sog. Axendrehung, welche der Supination der rechten Hand vergleichbar ist, also eine systolische Drehung des Herzens um die Längsaxe von links nach rechts, sodass ein vorher seitlich gelegener Theil des linken Ventrikels nach vorn rückt. Beim Hund, Kaninchen und Mensch kommt eine solche systolische Drehung von links nach rechts zugleich mit Erhebung der Herzspitze nach Filehne und Penzoldt in der Norm vor. Bei den Einhufern und Wiederkäuern soll dagegen nach Colin das Herz innerhalb der Brusthöhle eine systolische Drehung um die Längsaxe nach links machen.

Das Herz liegt in seinem fibrösen Beutel der Brustwand dauernd an, nur über seine Basis und die seitlichen Theile seiner Vorderfläche erstrecken sich die Ränder der Lungenflügel hinüber. Es wird durch die starren Thoraxwandungen ebenfalls in einem von der Bauch- nach der Rückenfläche zu abgeplatteten Zustande erhalten, wobei die Herzspitze in der Diastole noch etwas herabhängt d. h. die Brustwand nicht berührt, sondern etwas nach hinten und unten gerichtet ist. Die Beobachtungen am Frosch- wie am Säugethierherzen lehren nun, dass bei der Kammersystole die Atrioventricular grenze sich der nahezu an ihrem Ort bleibenden Herzspitze nähert und bei der Diastole wieder an ihren früheren Ort zurückkehrt. Infolge dieser relativen Ortsveränderung der Atrioventricular grenze übt die systolische Umformung der Ventrikel, wie Weyrich erwiesen, eine saugende Wirkung, welche sich durch eine vermehrte Füllung der diastolischen Vorhöfe aus den Hohl- und Jugularvenen kundgiebt. Vollends muss dies bei dem in der Brusthöhle eingeschlossenen Herzen der Fall sein; zur Ausfüllung des bei der systolischen Entleerung der Ventrikel innerhalb der Brusthöhle entstehenden Hohlraumes wird nicht nur das Blut aus den zur Brusthöhle laufenden Venen, sondern sogar die Lungen und das Zwerchfell herangezogen. Wird nun bei der Systole die Herzspitze aufgerichtet und der kreisförmigen Basis senkrecht gegenübergestellt, so drängt sie gegen die Brustwand und wölbt den nachgiebigen Zwischenrippenraum, wenn sie auf diesen trifft, hervor. Dies im Verein mit dem plötzlichen Uebergang des vorher schlaffen Herzens in eine sehr fest gespannte, im Dickendurchmesser vergrösserte Masse ist die Ursache der systolischen Vorwölbung der Brustwand in der Herzgegend, welche man als Herzstoss oder Herzshok be-

zeichnet. Legt man die Hand flach auf die linke Brustwand auf, so fühlt man rhythmisch eine Erschütterung, den Herzstoss. Beim Menschen fühlt man, neben dem diffusen Herzstoss, zumeist die Erhebung der Herzspitze als eine umschriebene Hervorwölbung, den „Spitzenstoss", am stärksten und deutlichsten im 5. linken Intercostalraum ein wenig nach innen, medianwärts von der Mamillarlinie d. h. der geraden, welche man parallel dem linken Sternalrand durch die Brustwarze sich gezogen denkt. Bei Thieren fühlt man den Herzstoss am stärksten bald oberhalb bald unterhalb des 5. Intercostalraums, bald näher bald weiter vom Sternum, so z. B. beim Pferd über den Knorpeln der 5. und 6. Rippe hart an deren Verbindung mit der knöchernen Rippe; ein eigentlicher Spitzenstoss, wie beim Menschen, ist bei den Thieren selten wahrzunehmen, zum Theil wegen der herübergelagerten starken Muskulatur, wie bei den Wiederkäuern. Ferner sieht man die Herzgegend bei jeder Systole sich ein wenig hervorwölben und bei der Diastole wieder einsinken. Die Ursache des Herzstosses ist also die plötzliche Erhärtung und Verdickung des Herzens und die Erhebung der Herzspitze.

Nach Gutbrod und Skoda soll der Spitzenstoss dadurch zu Stande kommen, dass der Ventrikel infolge der plötzlichen Druckverminderung, welche durch Entleerung des Blutes in die Arterienanfänge gesetzt wird, einen Rückstoss erhält, ähnlich dem Zurückschnellen eines abgefeuerten Schiessgewehres oder der Bewegung des Segner'schen Wasserrades (Rückstosstheorie).

Herztöne. Legt man auf die Gegend des Herzstosses das Ohr oder ein Hörrohr auf, so hört man zwei auf einander folgende, rhythmisch sich wiederholende Töne, die Herztöne. Zuerst hört man einen dumpfen tiefen langgedehnten Ton (dem g entsprechend) und dann einen kürzeren, helleren Ton (etwa dem c entsprechend), darauf folgt eine Pause, hernach hört man wieder die beiden Töne u. s. f. Der erste Herzton fällt zeitlich mit dem Herzstoss (und dem Arterienpuls), also mit der Systole der Ventrikel zusammen und heisst desshalb systolischer Ton. Er rührt zumeist von der mit Beginn der Ventrikelsystole erfolgenden Stellung der Zipfelklappen her. Wenn nämlich dünne Membranen plötzlich stark gespannt werden, wie die Zipfelklappen bei der Systole der Ventrikel, so gerathen sie in Schwingungen und dadurch entsteht ein Ton, der um so höher ist, je kürzer und je dünner die Klappen und je stärker ihre Spannung ist. Umsticht man die Zipfelklappen bei grösseren Thieren, denen man bei künstlich unterhaltener Athmung die Brustwand eröffnet hat, so verschwindet der erste Herzton, ebenso verschwindet er, wenn aus pathologischen Gründen infolge Durchlöcherung oder Verhärtung der Klappen die Schlussfähigkeit derselben aufgehoben ist. Der erste Ton ist über der ganzen Ausbreitung des Herzstosses wahrnehmbar, am deutlichsten in der Gegend der Herzspitze.

Auch am blutleeren Herzen hört man noch nach Ludwig und Dogiel, ebenso bei Verhinderung des Klappenschlusses (durch Einführen eines Fingers

von den Hohlvenen und dem Vorhof aus in das Ostium venosum) einen dumpfen Ton. und daraus hat man schliessen wollen, dass der erste Ton kein Klappenton ist, sondern ein sog. Muskelgeräusch, herrührend von der energischen Contraction des Herzmuskels, die wie bei jeder anhaltenden Verkürzung quergestreifter Muskeln zur Entstehung eines Muskelgeräusches Veranlassung giebt. Allein die in diesem Fall entstehenden Geräusche klingen anders als der erste Herzton. Nach Wintrich ist dem tiefen Muskelgeräusch im ersten Herzton ein höherer Klappenton beigemischt.

Der zweite Herzton kommt durch die Stellung, durch die plötzliche Spannung der vorher schlaffen Semilunarklappen zu Stande und heisst deshalb diastolischer Ton: der Ton ist höher, als der erste Ton, weil die Klappen geringere Dimensionen haben, kürzer sind als die Zipfelklappen. Es wird dies dadurch bewiesen, dass der Ton ausbleibt, sobald die Entwicklung der Klappen auf irgend eine Weise verhindert wird, sei es experimentell durch Durchbohrung der Klappen oder pathologisch infolge zerstörender Processe an denselben. Auch hört man diesen Ton nicht gleich deutlich über der ganzen Ausdehnung des Herzstosses, vielmehr am deutlichsten an seinem Entstehungsorte, über den Ursprungsstellen der Aorta und der Lungenarterie.

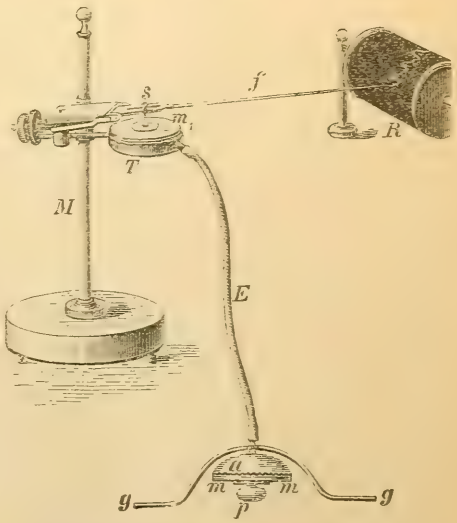
Die Herztöne haben seit Laennec (1815) für die Erkennung der Herzkrankheiten eine wichtige diagnostische Bedeutung gewonnen, insofern pathologische Veränderungen an ihnen, sobald durch sie die Schlussfähigkeit beeinträchtigt ist, neben den Tönen oder an Stelle derselben Geräusche entstehen lassen; die Feststellung, ob diese Geräusche mit dem ersten oder zweiten Herzton synchron sind, erlaubt einen Rückschluss dahin, welcher Theil des Klappenapparates, ob die Zipfel- oder die Semilunarklappen erkrankt sind.

Dauer der einzelnen Phasen der Herzthätigkeit. Da der erste Herzton dem Beginn der Systole, der zweite Herzton dem Beginn der Diastole der Ventrikel entspricht, so lässt sich aus den Intervallen zwischen dem ersten und zweiten, sowie zwischen dem zweiten und dem wiederkehrenden ersten Ton die Dauer der Systole und Diastole bestimmen. Hierdurch sowie mittels der noch schärferen, insbesondere von Marey verwendeten graphischen oder registrirenden Methoden, bei welchen das Herz seine Bewegung auf einen Fühlhebel überträgt, der die Excursionen in vergrössertem Massstabe auf eine vorbeigeführte berusste Papierfläche aufzeichnet, ist ermittelt worden, dass sich bei normaler ruhiger Herzthätigkeit die Dauer einer Systole zu der der Diastole etwa wie 3 : 4 verhält. Der bei weitem grösste Theil des systolischen Zeitraumes kommt auf die Systole der Ventrikel, nur ein kleiner Theil, beim Pferd und nach Landois beim Menschen etwa $^1/_3$, auf die vorangehende Systole der Vorhöfe; letztere bezeichnet man daher wohl auch als „kurzen Vorschlag der Kammersystole." Wie die Diastole der Vorhöfe schon in der Norm viermal so lang ist, als ihre Systole, so kann auch die Diastole der Ventrikel unter Umständen sehr viel länger dauern; bei erkalteten Fröschen und Fischen, bei winterschlafenden Säugethieren

und beim absterbenden Herzen kann die Diastole 5 bis 6, ja 10mal so lange währen, als die Systole, welche von constanterer Dauer und innerhalb ziemlich weiter Grenzen von der Zahl der Herzschläge fast unabhängig ist. Dagegen unterliegt die Dauer der Herzpause, also die Ruhezeit aller Herzabschnitte ähnlichen Schwankungen wie die Schlagzahl des Herzens.

Graphische Untersuchungsmethoden. Die graphischen Darstellungen haben die Bedeutung, schnell verlaufende Bewegungsvorgänge, die sich mit Hilfe des Gesichts-, Gehörs- und Gefühlssinnes nur ungenügend verfolgen und auffassen lassen, wie z. B. die Herzbewegung, der Pulsschlag, die Muskelzuckung u. s. w. in einem System weniger Linien, sog. „Curven" in übersichtlicherer Weise darzubieten, als dies durch die detaillirteste Beschreibung möglich ist. Da die Bewegungen selbst sich in der Regel nur in geringen Excursionen vollziehen, so muss zunächst für eine Uebertragung derselben in vergrössertem Massstabe gesorgt werden. Dies geschieht am einfachsten durch Uebertragung der Bewegung auf einen möglichst leichten Hebelarm, nahe dessen Unterstützungspunkt der Bewegungsimpuls angreift; es ist klar, dass das andere freie Ende oder die Spitze des Hebels eine um so bedeutendere Excursion machen muss, je länger der Hebelarm ist. Dieses Princip wird beim Pulsschreiber (Sphygmograph, siehe S. 50) und beim Muskelzuckungschreiber (Myograph) benutzt. In einer anderen Reihe graphischer Darstellungen wird die Bewegung nicht direct auf den Hebel übertragen, sondern indirect durch lufterfüllte und daher compressible, sog. Upham'sche Kapseln. Fig. 7 zeigt uns zwei solcher Kapseln in der Anordnung von Marey, wie sie sich zur Uebertragung der Herzbewegung eignen „Cardiograph". Der Aufnahmeapparat besteht aus einer flachen, nach Art einer Trommel mit einer Kautschukmembran m überspannten Metallkapsel a, welche in der Mitte ihres Grundes in ein dünnes Metallröhrchen übergeht. Ein auf die Kautschukmembran aufgeklebtes Aluminiumplättchen trägt die knopfförmige Pelotte p, welche genau auf die deutlichste Stelle des Herz- bezw. Spitzenstosses gesetzt die Kautschukmembran je nachdem hineindrückt und damit die Luft in der Trommel comprimirt. Zur Sicherheit des Aufsetzens auf die Brustwand dient das die Trommel umgebende glockenförmige Gehäuse gg. Die Aufnahmekapsel steht durch einen über das Metallröhrchen gezogenen dickwandigen Kautschukschlauch E in Verbindung mit der Registrirtrommel (Marey's Tambour enregistreur, M), welche ebenfalls aus einer flachen,

Fig. 7.



Graphische Darstellung der Herzbewegung.

mit einer Kautschukmembran m überzogenen Metallkapsel T besteht, sodass die resp. Verdichtungen und Verdünnungen der Luft des Aufnahmeapparates auf die Luft dieser Kapsel und damit auf das der Kautschukmembran aufsitzende Stiftchen s übertragen werden, welches das Hypomochlion eines langen leichten Fühlhebels (aus Schilfrohr) f bildet, nahe dessen Drehpunkt das Stiftchen angreift. Die der Herzbewegung genau entsprechenden, nur vergrösserten Excursionen des Fühlhebels werden von dessen freiem Ende auf einen durch ein Uhrwerk getriebenen, mit gleichmässiger Geschwindigkeit rotirenden, berussten Cylinder R in Form einer Curve verzeichnet, deren Erhebungen der Systole, deren Senkungen der Diastole entsprechen. Eine solche Herzcurve bezeichnet man als Cardiogramm.

Beim Pferde haben Chauveau und Marey von der Jugularis bezw. von der Carotis aus in die einzelnen Herzhöhlen Kautschukröhren eingeführt, welche unten in mässig gespannte Kautschukblasen endeten (Kautschukcatheter). Jede der Röhren stand aussen in Verbindung mit einer Registrirtrommel, sodass die auf die Kautschukblasen bei der Systole ausgeübten Compressionen genau übertragen und damit auch die zeitlichen Verhältnisse der Thätigkeit der einzelnen Herzabtheilungen verzeichnet wurden.

Die Schlagzahl des Herzens variirt bei den verschiedenen Thiergruppen innerhalb weiter Grenzen, bei derselben Species dagegen nur innerhalb enger Grenzen. So beträgt sie in der Minute beim Elephant 25—28, beim Pferd 25—40, beim Rind 40—50, beim Mensch 70—75, beim Schwein, Schaf und Ziege 70—80, beim Hund 70—120, Katze 120—140, Kaninchen 130—160. Je grösser also ein Thier ist, desto seltener erfolgt sein Herzschlag, daher kommen im Allgemeinen bei derselben Species die höheren Zahlen auf kleinere Individuen. Die weiblichen Thiere haben, selbst nach Eliminirung ihrer geringeren Körperlänge, einen häufigeren Herzschlag als die männlichen Thiere. Hengste haben 28—30 Herzschläge — bei sehr alten Hengsten sind auch nur 23 beobachtet worden — Stuten und Wallache 36—40 Herzschläge. Ferner ist der Herzschlag um so frequenter, je jünger die Thiere sind; das Füllen hat 60, das Kalb 56 Schläge. Die Foeten und die neugeborenen Thiere haben eine doppelt so grosse Herzfrequenz als die erwachsenen Thiere, so der menschliche Foetus 140—150, das eben geworfene Fohlen 150—160 Herzschläge. Für den Menschen hat Volkmann als Mittel berechnet, dass die Herzfrequenz von der Geburt erst schneller, dann langsamer abfällt und im 10. Lebensjahre nur noch etwa 87 beträgt; von da ab sinkt sie noch ein wenig und beträgt beim 20jährigen 70—75; auf dieser Höhe erhält sie sich fast constant bis zum 60. Jahre und steigt von da ab noch ein wenig, doch höchstens um 5 Schläge. Die Schlagzahl zeigt ferner tägliche Schwankungen, abhängig von der Nahrungsaufnahme; nach Vierordt beträgt sie am Morgen 73, fällt dann im Laufe des Vormittags bis auf 69, um nach dem Mittagsmahl auf 81—83 zu steigen; 3 Stunden danach beträgt sie nur noch 77 und vor Einnahme der Abendmahlzeit etwa 73. Im Schlaf und beim Hungern sinkt die Schlagzahl, bei protrahirtem Hunger hat

man beim Menschen sogar nur einige 40 Schläge beobachtet. Kälte verlangsamt, Wärme und verminderter Luftdruck beschleunigen den Herzschlag. Ein beträchtliches Ansteigen der Herzschläge erzeugen Körperbewegungen: Gehen, Laufen, Verrichten schwerer Arbeit. Schon im Stehen ist die Schlagzahl des Herzens grösser als im Liegen und im Sitzen. Ferner wird die Herzfrequenz in ausserordentlichem Maasse von psychischen Einflüssen (Zorn, Angst, Schreck, Aufregung) beherrscht. Endlich vermehrt beschleunigtes Athmen die Zahl der Herzschläge.

Vögel haben im Verhältniss zu gleich grossen Säugethieren einen beschleunigten Herzschlag, meist 120—180, die Fische und Amphibien dagegen eine viel geringere Herzfrequenz, erstere meist 20—24 und zwar auf Kosten einer Verlängerung der Diastole, von den letzteren der Frosch 60, Krebse etwa 50, die Schildkröte 20 Herzschläge.

Lehre vom Kreislauf oder Haemodynamik.

Die Blutgefässe, Arterien wie Venen, bestehen aus 3 Häuten: einer äusseren Haut, Tunica adventitia, einer mittleren, T. media, und einer inneren, T. intima. Die erste und letzte ist bei beiden gleich; die Intima besteht aus flachen spindelförmigen Epithelzellen mit längsovalem Kern, sog. Endothelien; die Adventitia bildet eine das Gefäss umgebende Bindegewebshülle. Bei den Arterien enthält die T. media elastische Elemente und glatte Muskelfasern gemischt, und zwar je grösser die Arterien sind, um so reiner tritt das gelbe elastische Gewebe hervor; je kleiner die Arterien sind, um so reiner treten die glatten Muskelfasern hervor und das elastische Gewebe zurück. Dieses besitzt grosse Dehnbarkeit, also eine geringe aber vollkommene Elasticität d. h. es setzt der Ausdehnung geringen Widerstand entgegen, kehrt aber nach Entfernung der dehnenden Kraft wieder zu seiner ursprünglichen Form zurück.

Fast in jedem Bindegewebe werden, wenn man dasselbe durch Behandeln mit verd. Essigsäure oder Kochen durchsichtig macht, elastische Elemente wahrnehmbar als derbe lange dunkel contourirte Fasern, welche einen gewundenen Verlauf nehmen, vielfach mit einander anastomosiren und sich verästeln. An einzelnen Stellen, so im Lig. nuchae, in den Lig. flava der Wirbelsäule, im Zehenband der Katzenthiere etc. treten sie so zahlreich auf, dass man von einem „elastischen Gewebe“ spricht. An der Grenze zwischen Intima und Media der grösseren Arterien treten die Fasern in Balken auf, die sog. gefensterte Membran. Die gereinigte Substanz des elastischen Gewebes, das Elastin, aus C, H, N, O bestehend (schwefelfrei), ist selbst bei mehrtägigem Kochen unlöslich in Wasser, ebenso in Aether, Alcohol, conc. Essigsäure; in concentrirten Laugen löst es sich nur langsam, schneller beim Kochen. Es bedarf sehr langer Einwirkung von conc. Schwefelsäure, um das Elastin aufquellen und löslich zu machen. Auch in Alcohol erhält sich Elastin unverändert.

Die glatten Muskelfasern bestehen aus spindelförmigen platten Zellen, an denen man eine Zellhülle nicht unterscheiden kann, mit einem meist central

gelegenen länglichen stabförmigen Kern; die meist spitz ausgezogenen Enden der darüber und darunter liegenden Zellen greifen innig in einander. Durch Einflüsse der verschiedensten Art, die wir bei der Lehre von der Muskelbewegung des Genaueren zu betrachten haben, werden die glatten Muskelfasern zur Zusammenziehung, zur Contraction veranlasst, wobei sie sich verkürzen und verdicken.

In den kleinen Arterien sind die Muskelfasern grossentheils in querer Richtung, ringförmig angeordnet, sodass bei ihrer Zusammenziehung sich der Hohlraum des Gefässes verengt: nur in den grösseren und mittleren Arterien kommen neben den ringförmigen längsverlaufende Muskelfasern vor. Von der Contractilität kleiner Arterien kann man sich unter dem Mikroskop überzeugen, wenn man z. B. den Kältereiz oder den elektrischen Strom direct auf sie applicirt. Die Venen dagegen zeigen längsgerichtete glatte Muskelfasern, die zudem in einer erheblich dünneren Schicht als in den Arterien angeordnet sind, auch besitzen sie weniger elastische Fasern; doch ist ihre Dehnbarkeit, weil ihre Wände dünn sind, eine sehr grosse. Die kleinsten Arterien gehen zuletzt in die Capillaren über, welche nur aus plattenförmigen Zellen mit längsovalem Kern, sog. Endothelien bestehen. Die letzteren werden nach v. Recklinghausen's Entdeckung erst sichtbar durch Behandlung mit einer $^1/_4$—$^1/_2$ proc. Lösung von Silbernitrat, indem die Zellgrenzen oder eine zwischen den Zellen befindliche Kittsubstanz die Silberlösung reducirt und sich mit Hilfe des Silbers schwarz färbt. Das die Capillarwand zusammensetzende Endothel ist die directe Fortsetzung der endothelialen Auskleidung der Arterien und Venen und in der Regel der einzige Bestandtheil der Capillarwand. Die feinsten dünnsten Capillaren finden sich im Gehirn, in den Muskeln und der Netzhaut des Auges. Thiere, deren Blut grössere Blutkörperchen besitzt, haben Capillaren mit verhältnissmässig weiterem Lumen als Thiere mit kleineren Blutkörperchen. Das Lumen der Capillaren beträgt $^1/_{200}$—$^1/_{50}$ Mm.

Da das Blut, wie jede andere Flüssigkeit, so gut wie incompressibel ist so ist auch das Volumen des Blutes als unveränderlich anzusehen. Dagegen besitzt das Blut, wie alle anderen tropfbaren Flüssigkeiten, eine ausserordentlich leichte Verschiebbarkeit seiner Theilchen, und zwar findet so lange Bewegung der Flüssigkeitstheilchen statt, bis alle wieder in die Gleichgewichtslage zurückgekehrt sind. Es erfolgt die Bewegung stets von Punkten höheren Drucks nach den Punkten niederen Drucks.

Hauptgesetze vom Gleichgewicht der Flüssigkeiten, der Hydrostatik und deren Bewegung, der Hydrodynamik. Flüssige Körper pflanzen jeden Druck, welcher auf einen Theil ihrer Oberfläche ausgeübt wird, nach allen Seiten gleichmässig fort. Die Grösse des Druckes, den die Bodenfläche eines mit Flüssigkeit gefüllten Gefässes auszuhalten hat, ist, wie auch immer das Gefäss gestaltet sein mag, stets gleich dem Gewicht einer vertikalen Wassersäule, deren Basis gleich ist der Bodenfläche und deren Höhe gleich ist der Tiefe des Bodens unter dem Wasserspiegel, also der Höhe der Flüssigkeit. Vermöge der gleichförmigen Fortpflanzung des Druckes haben auch die Seitenwände eines gefüllten Gefässes

einen Druck auszuhalten, und zwar ist für jede Stelle der Seitenwand dieser Seitendruck gleich dem Gewicht der Flüssigkeitssäule, welche den Flächeninhalt des fraglichen Wandstückes zur Basis und dessen Tiefe unter dem Wasserspiegel zur Höhe hat. Bohrt man in die Wand des Gefässes ein Loch, so verwandelt sich der auf diese Wand bisher ausgeübte latente Flüssigkeitsdruck in eine andere Form von Kraft, in lebendige Bewegung, die Flüssigkeit springt in einem continuirlichen Strahl aus der Oeffnung hervor und zwar in einer krummen Linie, deren Form sich als Parabel ergiebt. Wenn Flüssigkeiten aus Oeffnungen bei gleichbleibender Druckhöhe ausfliessen, so ist ihre Ausflussgeschwindigkeit gerade so gross wie die Geschwindigkeit, welche ein freifallender Körper erlangen würde, der vom Spiegel der Flüssigkeit bis zur Ausflussöffnung herabfällt (Torricelli's Theorem). Wie beim freien Fall die Fallgeschwindigkeiten, so verhalten sich auch die Ausflussgeschwindigkeiten wie die Quadratwurzeln aus den Fallhöhen d. h. den Druckhöhen. Indess trifft dies nur für Oeffnungen zu, welche in dünner Wand angebracht sind. Erfolgt dagegen der Ausfluss durch lange und im Verhältniss zu der Weite des Druckgefässes enge Röhren, so macht sich ein Reibungswiderstand geltend, zu dessen Ueberwindung ein Theil der Druckhöhe, der Stromkraft verbraucht wird, sodass der Ausfluss nur mit einer geringeren Geschwindigkeit stattfindet, die um so geringer ist, je weiter das freie Ende der Röhre vom Druckgefäss entfernt ist. Vermöge der Adhäsion der die Röhrenwand benetzenden Schicht ist diese als unbeweglich anzusehen. Es hat also streng genommen der Druck, unter dem die Flüssigkeit ausströmt, nicht die Reibung der Flüssigkeit an der Gefässwand, sondern vielmehr die Cohäsion der übrigen Flüssigkeit an die ruhende Wandschicht zu überwinden. In einer jeden Röhre, in der eine tropfbare Flüssigkeit strömt, hat man daher hinsichtlich der Strömungsgeschwindigkeit die einzelnen Flüssigkeitsschichten zu unterscheiden; die an die Wandschicht zunächst angrenzende hat man als eine sich langsam verschiebende, die darauf folgende sich schneller verschiebend u. s. f. sich vorzustellen, sodass in der Axe die Röhre die grösste Geschwindigkeit anzutreffen ist. Entsprechend dem zu überwindenden Reibungswiderstande hat jede Stelle der Ausflussröhre einen Druck auszuhalten, den man dadurch misst, dass man an der betreffenden Stelle ein Glasrohr, ein Manometer einsetzt; die emporgehobene Flüssigkeitssäule misst den Druck, welchen die strömende Flüssigkeit auf dem Wege von der betreffenden Stelle bis zur Ausflussöffnung noch zu überwinden hat. Dieser Seitendruck ist nun, wie der Versuch lehrt, am höchsten in der unmittelbaren Nähe des Druckgefässes und unmittelbar vor der Ausflussöffnung gleich Null und nimmt zwischen diesen beiden Punkten linear ab. Bei gleichweiten Ausflussröhren ist also der Reibungswiderstand oder der Druck proportional der Röhrenlänge. Für verschieden lange und weite Ausflussröhren ist die Ausflussgeschwindigkeit nach Poiseuille direct proportional dem Querschnitt (dem Quadrat des Röhrenradius), umgekehrt proportional der Röhrenlänge und ferner abhängig von der Natur der Flüssigkeiten, ihrer grösseren oder geringeren Zähigkeit (Viscosität); sie ist ceteris paribus bei Serum nur $^1/_2$ mal, bei Blut nur $^1/_4$ mal so gross als bei reinem Wasser. Die Ausflussgeschwindigkeit ist demnach um so grösser, je kürzer das Rohr, je grösser sein Querschnitt und endlich je weniger rauh die Innenfläche des Rohres ist, denn die Rauhigkeiten im Innern erhöhen ebenfalls die Widerstände. Für sehr enge Röhrchen, Capillarröhrchen dagegen fand Poiseuille, dass die Ausflussgeschwindigkeit nicht dem Quadrat, sondern der vierten Potenz des Röhrendurch-

messers proportional ist, und ferner ist sie der Druckhöhe (und nicht wie beim Torricelli'schen Gesetz der Quadratwurzel aus den Druckhöhen) proportional.

Druck und Stromgeschwindigkeit in einem ungleich weiten Rohre. Da Flüssigkeiten incompressibel sind, da sie stets das Rohr vollkommen erfüllen müssen und eine Dehiscenz zwischen zwei Flüssigkeitsschichten niemals eintreten kann, so muss durch jeden gegebenen Querschnitt eines wie immer gestalteten Röhrensystems dieselbe Flüssigkeitsmenge hindurchströmen, demnach wird die Stromgeschwindigkeit umgekehrt proportional dem Röhrenquerschnitt sein d. h. in dem Maasse abnehmen, als der Röhrenquerschnitt zunimmt. Beim Uebergang von einem weiteren zu einem engeren Querschnitt tritt eine plötzliche Vermehrung, beim Uebergang von einem engeren zu einem weiteren Querschnitt eine plötzliche Verminderung des Druckes ein oder: vor einer Verengerung der Strombahn liegt ein höherer, vor einer Erweiterung ein niederer Druck, als bei einer stetigen Druckabnahme zu erwarten wäre. Wird ein Rohr winklig geknickt, so nimmt die Ausflussgeschwindigkeit ab; je stärker die Knickung, desto grösser ist der Widerstand, desto grösser also die Druckhöhe unmittelbar vor der Knickung. Eine Verzweigung des Rohres setzt sich aus Knickung und Erweiterung des Röhrenquerschnitts zusammen, unter der Voraussetzung, dass das Caliber der Zweigröhren grösser als das des Stammrohres ist. Nach den bisherigen Ausführungen lässt sich bei Kenntniss der Querschnittsverhältnisse an jeder Stelle die Stromgeschwindigkeit und der Seitendruck bestimmen.

In dem Maasse, als man von dem Herzen zu den Capillaren fortschreitet, erweitern sich die Blutbahnen. Das vereinigte Lumen zweier Arterien, die aus einer Stammarterie hervorgehen, ist stets grösser, als das Lumen der Stammarterie. Die einzige Ausnahme bildet die Bauchaorta, deren Lumen grösser ist, als das der aus ihr hervorgehenden beiden Aa. iliacae. Somit nimmt der Gesammtquerschnitt der arteriellen Strombahn vom Herzen bis zu den Capillaren fast stetig zu. Analog dem Druckgefäss, das wir den bisherigen Betrachtungen über Druck und Stromlauf zu Grunde gelegt haben, wirkt das Herz. Die Ausflussgeschwindigkeit, welche die Flüssigkeit an der unteren Oeffnung des Druckgefässes infolge des Druckes der darüber lastenden Flüssigkeitssäule erlangt, wird dem Blut dadurch mitgetheilt, dass es mit einer der Energie der Herzcontraction entsprechenden Kraft in die vom Herzen abgehenden arteriellen Gefässe eingepresst wird. Doch sind zwischen den bisher betrachteten Verhältnissen des Druckgefässes und der Herzthätigkeit zwei principielle Unterschiede darin gegeben, dass einmal das Herz nicht dauernd arbeitet, sondern nur von Zeit zu Zeit, rhythmisch seinen Inhalt in das Gefässsystem einpresst und dass letzteres nicht aus festen, starren, sondern aus elastischen, dehnbaren Wandungen besteht. Oeffnet man den an der Verbindung des Ausflussrohres mit dem Druckgefässe eingefügten Hahn und schliesst gleich darauf, öffnet nach kurzer Zeit wieder u. s. f., sodass Oeffnung und Schliessung rhythmisch, gleichwie beim Herzen Systole und Diastole aufeinander folgen, so sieht man die Flüssigkeit nicht mehr continuirlich, sondern den einzelnen Oeffnungen des Hahnes entsprechend stossweise ausströmen.

Nun findet aber die Blutströmung continuirlich statt, und es fragt sich nun, woher dies rührt? Es führt uns dies auf die Erörterung derjenigen Strömungsmodificationen, welche durch elastische Röhren gegeben sind.

Wellenbewegung. Wird die Oberfläche einer ruhenden Wasserfläche an irgend einem Punkte z. B. durch ein auf sie geworfenes Steinchen in ihrem Gleichgewicht gestört, so entstehen radiär von diesem Punkte kreisförmige Erhebungen, welche in immer weiter werdenden Ringen sich auf der Oberfläche des Wassers ausbreiten, indem nach und nach immer entferntere Wassertheilchen in Bewegung gesetzt werden. Diese kreisförmigen Ringe nennt man „Wasserwellen". Wenn, wie es auf den ersten Blick erscheint, das Wasser vom Mittelpunkte der Entstehung einer Welle als ringförmiger Wall nach aussen peripherwärts fortliefe, also die Flüssigkeit selbst fortbewegt würde, so müsste ein auf dem Wasser schwimmender leichter Gegenstand, ein Korkstückchen mitfortgerissen werden, sich fortbewegen; allein dies ist nicht der Fall Vielmehr sieht man das Korkstückchen dauernd an seiner ursprünglichen Stelle verbleiben und nur sich abwechselnd heben und senken, auf- und abschaukeln, indem die Wellenringe unter ihm hinwegziehen. Die wahre Natur der Wellenbewegung besteht, wie die Untersuchungen der Gebrüder Ernst Heinrich und Wilhelm Weber gezeigt haben, darin, dass jedes Wassertheilchen eine kleine kreisförmige Bewegung macht, um schliesslich wieder an seinen ursprünglichnn Ausgangsort zurückzukehren, während dessen die nächstgelegenen zweiten, dritten, vierten und folgenden Theilchen eine gleiche Bewegung, aber stets das weiter gelegene später als das nächst vorhergehende, antreten. Die Gesammtheit jener nacheinander und in regelmässiger Folge vor sich gehenden Rotationen der Flüssigkeitstheilchen ist es, was sich als Wellenbewegung darstellt. Die Wasserwellen bestehen aus abwechselnden Erhebungen über und Vertiefungen unter der ruhenden horizontalen Wasserfläche; jene heissen Wellenberge, diese Wellenthäler. Es schreiten nur die Wellen fort, während die Wassertheilchen selbst, wenigstens bei einer sonst ruhenden Wasserfläche, unverändert an ihrem Ort bleiben. Die grösste Aehnlichkeit mit dieser Wellenbewegung bietet die wogende Bewegung, in die ein Getreidefeld durch den gleichmässig darüber hinstreichenden Wind geräth. Es handelt sich also bei einer wie immer erregten Gleichgewichtsstörung einer ruhenden Wasserfläche nur um eine Formveränderung des Flüssigkeitsniveaus, bei der eine Fortbewegung der Wassertheilchen von dem Punkte, wo die Wellen erregt werden, nach der Peripherie nicht stattfindet.

Wirft man jedoch in ein vermöge seines Gefälles sich fortbewegendes Wasser, in einen Fluss ein Korkstück hinein. so sieht man die um letzteren als Mittelpunkt erregten Wellen mit der Geschwindigkeit der Strömung sich fortbewegen, sodass der Kork immer im Mittelpunkt der concentrischen, fortlaufenden Wellen bleibt und dadurch selbst mitfortgeführt wird. Aber diese Fortführung rührt nur daher, dass jedes der in kreisförmige Schwingungen gerathenden Wassertheilchen, dem schon vorher eine Geschwindigkeit im Sinne der Strömung ertheilt war, diese Geschwindigkeit unbeschadet der Rotation beibehält, daher auch die Gesammtheit der kreisförmig schwingenden Theilchen, welche sich als Welle darstellt, vermöge der erlangten Strömungsgeschwindigkeit in fortschreitender Bewegung verharrt.

Strömungsvorgang in elastischen Röhren. Wird eine gewöhnliche Druckspritze an ihrem freien Ende in Verbindung gesetzt mit einem Kautschukschlauch, der gleichmässig mit Flüssigkeit erfüllt ist, und nun durch Hinunterdrücken des Spritzenstempels das vorher im Stiefel befindliche Flüssigkeitsquantum in den elastischen Schlauch hineingepresst, so wird der zunächst angrenzende Anfangstheil des Schlauches vermöge seiner Dehnbarkeit unter dem Druck der eingetriebenen Flüssigkeit ausgedehnt werden, sich beulenförmig erweitern. Die ausgedehnte Kautschukwand übt nun auf die von ihr eingeschlossenen Flüssigkeitstheilchen einen Druck aus, der um so grösser ist, je stärker die Wand ausgedehnt, je grösser also die Wandspannung ist. Unter diesem Druck suchen vermöge der gleichmässigen Druckfortpflanzung in tropfbaren Flüssigkeiten alle Flüssigkeitstheilchen auszuweichen und zwar überall hin, wo ein niederer Druck herrscht. Wir haben also in dem ausgedehnten Röhrenstück ausser der durch den Stempel ertheilten Strömungsgeschwindigkeit, welche von dem mit der Spritze verbundenen Anfangstheil des Schlauches nach dessen offenem Ende zu gerichtet ist, auch noch eine von der Wandspannung herrührende Geschwindigkeit, deren Richtung indess diesseits und jenseits der stärksten Erweiterung, der Höhe der Beule eine verschiedene ist. Im Vordertheile des Schlauches, in der Nähe des Stempels suchen die Theilchen nach letzterem zu, also entgegengesetzt der durch das Einpressen des Stempels ihnen ertheilten Geschwindigkeit auszuweichen: hier wird somit die Bewegung der Flüssigkeit mehr weniger verringert resp je nach der Grösse der beiden einander entgegengerichteten Kräfte mehr weniger aufgehoben. Jenseits der stärksten Erweiterung sucht die Flüssigkeit infolge der seitens der ausgedehnten Wand auf sie ausgeübten Spannung peripherwärts, also in der Richtung der durch den Stempel ihr ertheilten Bewegung auszuweichen, somit addiren sich beide, die von dem Stempel und die von der Wandspannung herrührenden Geschwindigkeiten, die Flüssigkeit strebt vorwärts und treibt den nächst angrenzenden Röhrentheil beulenförmig auf. Hier wiederholt sich nun dasselbe Spiel, und da in jedem folgenden Querschnitt des Schlauches mit der Zeit, der Reihe nach die nämliche Veränderung vor sich geht, so läuft eine beulenartige Anschwellung den Schlauch entlang mit einer Geschwindigkeit, welche sich summirt aus der durch den Stempel ertheilten und der von der Spannung der ausgedehnten Wand herrührenden Geschwindigkeit. Eine solche in der Richtung der hineingepressten Flüssigkeit fortschreitende Welle heisst: positive Schlauchwelle oder Bergwelle. Zieht man umgekehrt den Spritzenstempel zurück, saugt man also die Flüssigkeit aus dem elastischen Schlauch in die Spritze an, so entsteht in ganz gleicher Weise und schreitet von Querschnitt zu Querschnitt fort eine Einziehung des Schlauches, die als negative Schlauchwelle oder Thalwelle bezeichnet wird. Solche Wellenbewegung kann nach E. H. Weber auch entstehen, wenn die Flüssigkeitsmasse im Schlauch an sich schon in Strömung begriffen ist und nur ihr Quantum durch Einpressen oder Aussaugen eines An-

theils derselben vergrössert resp. verringert wird. Hier äussert sich die Wirkung der ablaufenden Wellenbewegung in einer zu- und wieder abnehmenden Beschleunigung der Bewegung jedes Theilchens. Die Geschwindigkeit der Schlauchwellen hat Weber erheblich grösser als die der Wasserwellen gefunden, so bei einer Kautschukröhre von 4 Mm. Wanddicke und 35,5 Mm. Durchmesser (etwa der doppelten Weite der Brustaorta des Pferdes) zu 11,5 Mtr. oder rund 35 Fuss.

Bevor wir dazu übergehen, den Strömungsvorgang in elastischen Röhren auf die Blutgefässe zu übertragen, sei vorausgeschickt, dass das ruhende Blut sich im Gefässsystem, wenn man vom Herzen absieht, immer in einem Zustand der Spannung befindet, weil das Volumen des Blutes grösser ist, als das des Gefässsystems sein würde, wenn das Blut sich daraus entfernt hätte, weil die Gefässe mit Blut überfüllt sind. Die infolge der Ausdehnung der Gefässwände über die ihnen natürlich zukommenden Dimensionen rege gemachten elastischen Kräfte üben einen Druck auf die eingeschlossene Blutsäule aus. Indem das elastische Rohr die Kraft, welche während des Hineinpressens von Flüssigkeit auf die Wandungen derselben übertragen wurde und diese ausdehnte, nach dem Aufhören des Einströmens wieder zurück auf die Flüssigkeit überträgt, erfolgt eine Fortbewegung bezw. ein Ausströmen der Flüssigkeit an der Ausflussöffnung noch eine Weile lang, nachdem das Einströmen aufgehört, zumal wenn die Ausflussöffnung verengt ist und also einen grösseren Widerstand setzt. Weber hat daher die elastische Wand der Arterien mit der im Windkessel der Feuerspritzen befindlichen Luft verglichen, welche auf die Flüssigkeit zu drücken und sie auszutreiben fortfährt, auch wenn das Pumpwerk selbst mit dem Einpressen von Flüssigkeit aufgehört hat.

Wellenbewegung in den Arterien. Wie in obigem Beispiel mittels der Druckspritze in dem mit ihr verbundenen elastischen Schlauch eine Schlauchwelle hervorgerufen wird, so erzeugt das Herz durch die bei der Systole in die grossen Arterienstämme eingepresste Blutmasse eine positive Schlauchwelle, welche die Arterien entlang in der ihr ertheilten Richtung d. h. vom Herzen nach den Capillaren fortläuft. Da, wie schon angeführt (S. 42), der Durchmesser zweier, von einer Arterie abgehenden Aeste grösser ist, als der der Stammarterie und dieser Vorgang der Theilung sich sehr häufig wiederholt, so erweitert sich der Gesammtquerschnitt der arteriellen Strombahn von der Aorta nach den Capillaren zu in ganz ausserordentlichem Maasse. Je grösser aber der Gesammtquerschnitt der Arterien wird, desto geringer wird die Ausdehnung sein, welche jeder einzelne der zahlreichen Arterienäste durch das bei der Systole hineingepresste, stets gleichbleibende Flüssigkeitsquantum erfährt, desto kleinere elastische Kräfte werden, entsprechend der geringeren Wanddehnung, rege gemacht, sodass die Welle peripherwärts an Lebhaftigkeit abnehmen muss. Dazu kommt noch, dass die Welle an den Winkeln, dem sattelförmigen Zwischenstück zweier oder mehrerer aus einer Stammarterie hervorgehenden Aeste zurückgeworfen wird, eine

Reflexion erleidet, wodurch negative Wellen in der Richtung nach dem Herzen zu entstehen, ausserdem aber durch Reibung an den Winkeln Widerstände für ihre Fortbewegung erfährt, endlich, dass in den kleinen Arterien eine proportional der Abnahme ihres Lumens wachsende Reibung gesetzt wird. Durch alle diese Momente wird die Schlauchwelle auf ihrem Wege von der Aorta zu den feinsten Gefässen allmälig geschwächt und endlich vernichtet, sie setzt sich durch die Capillaren hin nicht fort. Die in den Arterien bei jeder Systole erzeugte positive Welle kann also, da sie dicht vor oder im Anfangstheil der Capillaren erlischt, an der Fortbewegung des Blutes durch die Capillaren und Venen d. i. an dem Zustandekommen des Kreislaufs, direct wenigstens keinen Antheil haben.

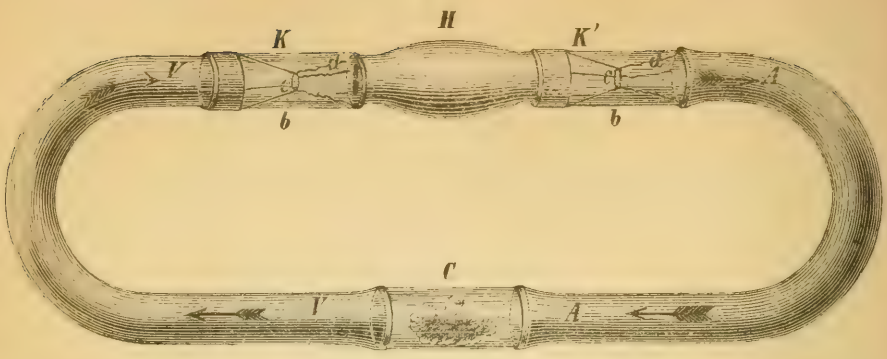
Entsprechend diesen Erörterungen sieht man auch bei Betrachtung der Blutbewegung unter dem Mikroskop z. B. in der Schwimmhaut (Zwischenzehenhaut) oder im Mesenterium des Frosches, in den verschiedenen Abschnitten des Gefässsystems ein verschiedenes Verhalten. In den Venen und Capillaren geht die Strömung continuirlich und gleichförmig vor sich, in den Arterien zwar ebenfalls continuirlich, aber nicht gleichförmig, vielmehr erleidet hier die Blutbewegung rhythmisch oder periodisch eine stossweise Beschleunigung, und diese letztere ist der Ausdruck, der durch die Systole des Herzens erregten, die Arterien entlang laufenden positiven Welle, welche, wie schon die theoretische Betrachtung wahrscheinlich gemacht hat, in den kleinsten Arterien erlischt.

Ursache der continuirlichen Strömung des Blutes. E. H. Weber ist es wiederum, dem wir die Feststellung der wesentlichen Principien der Blutbewegung verdanken. Die continuirliche Strömung im Gefässsystem bringt das Herz durch seine Thätigkeit, die der vereinten Wirkung einer Druck- und Saugpumpe gleicht, auf indirectem Wege hervor. Denkt man sich zunächst das Herz aus dem System ausgeschaltet, indem z. B. gleichzeitig die zu- und abführenden Gefässstämme in der Nähe des Herzens abgeklemmt werden, so würde, da das Gefässsystem aus mit einander communicirenden Röhren besteht, sich allmälig an allen Punkten des Systems Druckgleichheit herstellen. Werden nun die Klemmen entfernt und erfolgt eine Systole des Ventrikels, so wird unmittelbar eine Ungleichheit des im Gefässsystem herrschenden Druckes gesetzt. Dadurch, dass das Herz in die bereits gespannten Arterien ein neues Blutquantum hineinwirft, welches die Arterienwandung noch stärker ausdehnt und infolge davon einen stärkeren Gegendruck seitens der elastischen Wandung rege macht, wird der Druck in den Arterien vermehrt, dagegen gleichzeitig Dank der mit der Kammersystole zusammenfallenden Vorhofsdiastole, während deren Blut aus den Venen eingesogen wird, der Druck in den Venen erniedrigt. Die Folge dieser durch eine Systole erzeugten Druckdifferenz in den Arterien und Venen ist, dass das Blut von den Punkten höheren Druckes, den Arterien so lange nach Punkten niederen Druckes, durch die Capil-

laren nach den Venen abfliessen muss, bis die Druckdifferenz an allen Stellen des Systems ausgeglichen ist. Gingen die Arterien durch relativ weite Röhren direct in die Venen über, so würde die Ausgleichung der Druckdifferenz so schnell vor sich gehen, dass vor Beginn der nächsten Ventrikelsystole der Druck im ganzen Gefässsystem der gleiche sein würde; indem das nämliche Spiel sich bei jeder Systole wiederholt, würde so eine stossweise intermittirende, periodische Bewegung des Blutes zu Stande kommen. Infolge der ungeheuren Widerstände aber, welche der Bewegung des Blutes durch die vielen Winkel und Biegungsstellen an den Arterien, durch die Reibung in den kleinsten Arterien und vollends durch die enorme Reibung innerhalb des engmaschigen dichten, den feinsten Poren vergleichbaren Capillarnetzes gesetzt sind, wird die Ausgleichung der Druckdifferenz so sehr verlangsamt, dass sie nie vollendet ist zur Zeit, wo eine neue Kammersystole beginnt, oder mit anderen Worten: Zur Ausgleichung der durch eine Kammersystole und gleichzeitige Vorhofsdiastole erzeugten Druckdifferenz bedarf es längerer Zeit, als das Intervall zwischen zwei Kammersystolen beträgt. Es findet also die nunmehr beginnende nächstfolgende Kammersystole das Blut noch in Bewegung zur Ausgleichung der durch die vorhergehende Systole gesetzten Druckdifferenz; da sie selbst nun durch Einpressen eines Blutquantums in die Arterien eine neue Druckdifferenz bewirkt und auch diese nicht ausgeglichen ist, bis die nachfolgende Systole wieder beginnt, so entsteht eine continurliche Bewegung. Jede Kammersystole vermehrt den Druck in den Arterien, vermindert den Druck in den Venen, und da das Intervall zwischen zwei Systolen zur Ausgleichung des Druckes nicht ausreicht, so ist auch noch bei Beginn der nächsten Systole die Spannung in den Arterien grösser als in den Venen; je häufiger dieses Spiel sich in einer bestimmten Zeit wiederholt, desto grösser muss nothwendiger Weise die Spannung und Füllung der Arterien, desto kleiner die Spannung und Füllung der Venen werden, und daraus geht hervor, dass die Spannung und Füllung der Arterien ceteris paribus von der Häufigkeit der Kammersystolen, also von der Frequenz des Herzschlages abhängt. Je grösser die Spannung der Arterien ist, je grösser also die Druckdifferenz zwischen Arterien und Venen, desto mehr Blut wird in der Zeiteinheit durch die Capillaren nach den Venen hin abfliessen, desto grösser also die Stromgeschwindigkeit werden. Hat schliesslich durch die in den Arterien angestaute Blutmasse die Druckdifferenz eine solche Höhe erreicht, dass sie im Stande ist, in dem Intervall zweier Systolen die gleiche Blutmenge durch die Capillaren in die Venen hinüberzutreiben, als durch jede einzelne Systole in die Arterien hineingepresst wird, so geht der Kreislauf nicht nur continuirlich, sondern auch gleichförmig vor sich, es besteht dann „dynamisches Gleichgewicht“ (S. 3).

Die eben erörterte Mechanik des Kreislaufs hat E. H. Weber an einem äusserst sinnreich zusammengestellten Schema, welches den natürlichen Verhältnissen möglichst nahe kommt, vorgeführt (Fig. 8).

Fig. 8.



Schema des Kreislaufs nach E. H. Weber.

Das Herz H wird von einem starkwandigen Gummiballon repräsentirt; mit ihm in wasserdichter Verbindung stehen zwei Glasröhren b und b, in welche eine Lederklappenvorrichtung K und K′ nach Art der Zipfelventile eingefügt ist; bei c setzen sich die den Chordae tendineae vergleichbaren, das Umschlagen der Zipfel verhütenden Fäden d an. Die Klappen gestatten dem Blut nur in der Richtung der Pfeile den Durchtritt, während sie von dem nach entgegengesetzter Richtung strebenden Blut verschlossen werden. A A stellen die Arterien, V V die Venen vor; die Länge ihrer Bahn ist im Verhältniss der Figur noch 2 bis 3mal so gross zu denken. Das zwischen Arterien und Venen eingeschaltete Glasrohr C, in welches ein engmaschiger Schwamm eingefügt ist, stellt das Capillargefässsystem vor. Das ganze Rohrensystem wird mit Wasser so weit gefüllt, dass es mässig gespannt ist, und dann die Herzthätigkeit durch periodisches Zusammendrücken des Gummiballons nachgeahmt. Man kann sich an dem Schema ausser von den einzelnen Bedingungen für das Zustandekommen des Kreislaufs (Druckdifferenz in Arterien und Venen, Zunahme der Füllung in den Arterien, Abnahme in den Venen; Bedeutung der Frequenz der Herzschläge für die Erzeugung der continuirlichen und der gleichförmigen Strömung u. s. f.) auch noch von den Verhältnissen der Schlauchwellen überzeugen. Man sieht, dass eine durch einmalige Compression des Gummiballons in den Arterien AA erzeugte Schlauchwelle sich nicht durch die Capillaren C hindurch nach den Venen VV zu fortpflanzt, dass ferner zur Fortpflanzung der Welle Zeit erforderlich ist der Art, dass eine durch Zusammendrücken von H erzeugte Schlauchwelle mit einer, noch vom blossen Auge wahrnehmbaren Geschwindigkeit von b durch AA in der Richtung der Pfeile fortschreitet.

Pulswelle. Jede Systole erregt durch das Einpressen des in dem Ventrikel enthaltenen Blutes in die gefüllten Arterien eine positive Welle, welche das Arterienrohr entlang peripherwärts läuft und die Ursache der stossweisen Beschleunigung ist, welche die im übrigen Gefässsystem continuirliche und gleichförmige Bewegung in den Arte-

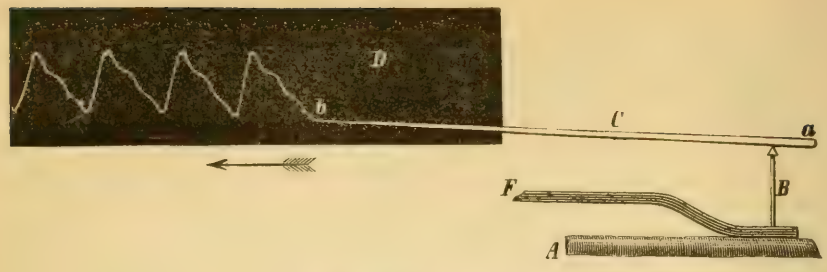
rien erfährt. Damit ist zugleich eine vermehrte Füllung und Spannung der Arterien verbunden. Erstere manifestirt sich sichtbar oder noch besser fühlbar durch eine vorübergehende Umfangszunahme der Arterienwand, letztere durch eine vermehrte Resistenz, welche die Arterie dem sie zusammendrückenden Finger bietet. Den dem Herzrhythmus entsprechenden periodischen Stoss, welchen der auf eine oberflächlich verlaufende Arterie aufgelegte Finger fühlt, bezeichnet man als Puls. Der Puls ist also zugleich der Ausdruck für die die Arterien entlang laufende positive Welle: da diese aus bereits erörterten Gründen in den Capillaren vernichtet wird, erlischt (S. 46), kommt begreiflicher Weise die Erscheinung des Pulsirens nur den Arterien zu. Da der Puls der Ausdruck der positiven oder Bergwelle ist, welche als beulenartige Anschwellung von Querschnitt zu Querschnitt läuft, so braucht sie eine gewisse Zeit, um von ihrem Ausgangspunkte, dem arteriellen Herzostium zu den Capillaren zu gelangen, und diese Zeit, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle hat E. H. Weber zu etwa 8,6 Mtr. in der Secunde gefunden. Da nun die Zeit, welche die Welle braucht, um einmal um ihre Länge fortzuschreiten, gleich der Dauer der erregenden Ursache, der Kammersystole ist und diese beim Menschen etwa $^1/_3$ Secunde beträgt, so ergiebt sich die Wellenlänge zu $8.6 \times {}^1/_3 = 2.9$ Mtr. Nun ist aber selbt die grösste Entfernung vom Aortenursprung bis zum Anfang der Capillaren erheblich kleiner als 2.9 Mtr.: es hat also nie die gesammte durch eine Systole erregte Pulswelle auf einmal in der Arterienbahn Platz.

Weber fand, dass der Puls in der Art. dorsalis pedis $^1/_6$ bis $^1/_7$ Sec. später erscheint, als in der Art. maxillaris ext. Da nun die Max. ext. von der Dorsal. ped. beim Menschen etwa 1620 Mm., die Max. vom Anfang der Carot. comm. 150 Mm. entfernt ist, so befindet sich die Dorsal. ped. um $1620-(2\times150) = 1320$ Mm. weiter vom arteriellen Herzostium als die Max. Zum Durchlaufen dieses Weges hat die Welle eine Zeit gebraucht gleich der Zeitdifferenz des Pulses, $^1/_6$ bis $^1/_7''' = 0{,}154'''$; da die Geschwindigkeit gleich ist dem durchlaufenen Raum dividirt durch die Zeit, so beträgt dieselbe $\frac{1320}{0{,}154}$ Mm. $= 8{,}58$ Mtr. Zu dem nämlichen Werthe (8—8,5 Mtr.) ist mit verbesserten Hülfsmitteln neuerdings Moens gelangt.

Für den Hund beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle nach Grunmach nur $4^3/_4$ Mtr., also die Länge der Pulswelle, 90 Pulse in der Minute angenommen, 1,3 Mtr.

Die der Pulswelle entsprechende periodische Anschwellung der Arterie, welche nach Ablauf der Welle wieder zu ihrer ursprünglichen Weite zurückkehrt, kann man an freigelegten oder oberflächlichen Arterien sehr gut mittels des Gefühls, häufig auch mittels des Gesichts erkennen, so z. B. beim Menschen an der unter der dünnen Stirnhaut liegenden Art. temporalis. Zur schärferen Bestimmung der durch den Puls bedingten Veränderungen am Arterienrohr und ihres zeitlichen Ablaufes dienen selbstzeichnende, sog. selbstregistrirende Apparate (S. 37), welche Sphygmographen (Pulszeichner) heissen.

Fig. 9.



Sphygmograph von Marey.

Das Princip derselben (in Fig. 9 ist Marey's Sphygmograph schematisch dargestellt) besteht im Allgemeinen darin, dass ein der Arterie A aufgesetztes und an sie durch eine stählerne Feder F mässig angedrücktes Stäbchen B, welches mit jeder An- und Abschwellung der Arterie sich hebt resp. senkt, seine Bewegung einem langen einarmigen möglichst leichten Hebel aCb überträgt, an dem es nahe dessen Drehpunkt a angreift. Das andere freie Ende b des Fühlhebels beschreibt einen um so viel mal grösseren Weg, macht eine um so grössere Excursion, als die Länge des Hebels die Entfernung des Drehpunktes a vom Angriffspunkt des Stäbchens B übertrifft (S. 37). Die Spitze des Fühlhebels verzeichnet ihre Excursionen auf eine durch ein Uhrwerk mit gleichmässiger Geschwindigkeit vorüberbewegte berusste Scheibe D. In der Figur sehen wir eine so verzeichnete Pulscurve „Sphygmogramm", vier Pulsen entsprechend. Jede Erhebung mit nachfolgender Senkung entspricht dem Ablauf einer Pulswelle und zwar jene der Anschwellung, diese der Abschwellung der Arterie. Man sieht aus der Steilheit des ansteigenden Theiles der Curve, dass die Anschwellung sehr schnell vor sich geht, dass die Arterie rasch das Maximum ihrer Umfangszunahme durch den Puls erlangt, dagegen erheblich langsamer zu ihrem ursprünglichen Volumen wieder abschwillt. In dem absteigenden Theil der Curve sieht man regelmässig noch eine, häufig sogar zwei kleine Erhebungen; man bezeichnet danach den Puls als doppelschlägig, dicrot resp. dreischlägig oder tricrot Die Dicrotie rührt nach Landois daher, dass das mit Beginn der Diastole des Ventrikels nach diesem zurückstrebende Blut gegen die Semilunarklappen, die sich inzwischen gestellt haben, anprallt, daher eine kleine secundäre Pulswelle peripherwärts reflectirt wird, die sich in einer schwachen Erhebung im absteigenden Theile der Curve kundgiebt. Auch das aus der Arterie spritzende Blut verzeichnet auf einer vorbeibewegten Papierfläche eine dicrote Curve (Haemautographie nach Landois). Die weiteren kleinen Erhebungen sind wohl auf elastische Nachschwingungen der Arterienwand oder auf Eigenschwankungen des Fühlhebels zurückzuführen.

Pulzfrequenz. Alles, was oben (S. 38) über die Frequenz der Schläge des Herzens angeführt worden ist, bezieht sich ebenso auf die Pulsfrequenz, da der Puls der sicht- und fühlbare Ausdruck der Ventrikelsystole an den Arterien ist. Der Puls lässt sich durch Be-

fühlen oberflächlich gelegener und gegen eine Unterlage andrückbarer Arterien leicht zählen, beim Menschen durch Befühlen der Art. radialis dicht oberhalb des Handgelenks, beim Pferde und Rind durch Befühlen der Art. maxillaris ext., da wo sie sich um den hinteren Rand des Unterkiefers herumschlägt; beim Hund benutzt man hierzu die Art. carotis am Halse in der Nähe des Kehlkopfes. Bei noch kleineren Säugethieren benutzt man die Art. cruralis, oder man zählt den Herzschlag mittels der auf die Herzgegend aufgelegten Hand.

Ausser der Frequenz ermöglicht die Befühlung des Pulses noch ein Urtheil über dessen Grösse, Schnelligkeit und Härte. In Bezug auf die Hebung oder Excursion, welche die Arterie unter dem aufgelegten Finger macht, unterscheidet man einen grossen (P. magnus) und einen kleinen Puls (P. parvus); die Grösse ist ein Maass für die bei einer Systole aus dem Ventrikel entleerte Blutmenge. Je nachdem die Excursion rasch oder langsam gegen den Finger andringt, unterscheidet man den schnellen (P. celer) und den trägen Puls (P. tardus); man gewinnt dadurch eine Vorstellung von der Zeit, während deren sich die systolische Formveränderung des Ventrikels vollzieht. Lässt sich die Arterie nur schwer mit dem Finger zusammendrücken, so nennt man den Puls hart (P. durus); im entgegengesetzten Fall weich (P. mollis); die Härte ermöglicht eine ungefähre Abschätzung des in der Arterie herrschenden mittleren Blutdruckes (S. 58).

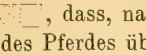
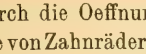
Stromgeschwindigkeit des Blutes. Da das Blut wie die tropfbaren Flüssigkeiten überhaupt so gut wie incompressibel ist und stets das Gefässrohr vollständig erfüllen muss, eine Dehiscenz der einzelnen Flüssigkeitsschichten also nicht eintreten kann, muss durch jeden gegebenen Querschnitt eines wie immer gestalteten Röhrensystems, in welchem das Blut strömt, dieselbe Blutmenge hindurchfliessen (S. 42). Demnach wird ceteris paribus die Stromgeschwindigkeit umgekehrt proportional dem Querschnitt sein müssen d. h. in dem Maasse abnehmen, als der Gefässquerschnitt zunimmt und umgekehrt. Daraus geht schon hervor, dass, da von der Aorta resp. Pulmonalarterie peripherwärts der Gesammtquerschnitt infolge der zahlreichen Verästelungen sich vergrössert und die Erweiterung des Querschnitts in den Capillaren eine ungeheure Höhe, ihr Maximum erreicht, die Stromschnelle in entsprechendem Maasse von den Arterien bis zu den Capillaren abnehmen und in letzteren ihren niedrigsten Werth erreichen muss. Umgekehrt wieder in dem Maasse, als beim Uebergang der Capillaren in die Venenwurzeln und vollends beim Zusammenfluss der kleineren Venen zu den grösseren Venen der Gesammtquerschnitt allmälig sich verkleinert, nimmt die Stromgeschwindigkeit successive zu und erreicht in den dem Herzen nächsten Venen, den Hohlvenen, ihren höchsten Werth, der sehr nahe kommen muss dem in der Aorta, wenngleich er diesen nicht erreicht, da die Capacität der Venen immer grösser ist, als die der Arterien, sind doch in der Regel für je eine Arterie zwei Venen vorhanden. Die Bestätigung dieser theoretischen Betrachtung liefert die mikroskopische Beobachtung des Blutlaufs in der Schwimmhaut oder im Mesenterium des Frosches. Hier sieht man den Strom in den kleinen Venen und

Capillaren gleichförmig ablaufen, aber in den Venen mit einer viel grösseren Geschwindigkeit als in den Capillaren. In den kleinen Arterien erfolgt die Strömung sehr rapide, aber neben der continuirlichen Strömung beobachtet man eine periodische stossweise Beschleunigung des Blutstromes, entsprechend dem Pulse oder besser der durch die Herzsystole erregten und die Arterien herablaufenden positiven Welle, der Bergwelle. Wenn man daher von der Stromgeschwindigkeit in den Arterien spricht, so meint man die mittlere Geschwindigkeit d. h. das Mittel aus der continuirlichen gleichförmigen Strömung und ihrer periodischen Beschleunigung.

In kleineren Arterien oder Venen des Frosches sieht man unter dem Mikroskop den Blutstrom deutlich geschieden in einen, die rothen Blutkörperchen führenden Axenstrom und einen klaren, von rothen Blutkörperchen freien, aber farblose Zellen führenden Wandstrom. Im Axenstrom rollen die ovalen rothen Blutkörper dichtgedrängt, sämmtlich mit ihrem grossen Durchmesser in der Längsaxe des Blutgefässes, schnell dahin, in der Wandschicht bewegen sich die farblosen Blutzellen längs der Gefässwand sehr träge und zwar etwa 10mal langsamer als die rothen Blutkörper des Axenstroms. Schon oben (S. 41) ist erörtert worden, dass bei einer jeden in einer Röhre strömenden Flüssigkeit in der Mitte die Geschwindigkeit am grössten ist, von da nach der Peripherie zu abnimmt und in der die Wand benetzenden Schicht gleich Null ist. Nach den Einen ist die grosse Klebrigkeit des Protoplasma der farblosen Zellen die Ursache, weshalb sie an der Gefässwand entlang sich bewegen, nach den Andern sollen sie in den Wandstrom wegen ihres gegenüber den rothen Blutkörpern viel geringeren spec. Gewichtes gerathen.

Bei der mikroskopischen Beobachtung des Blutlaufs beim Frosch kann man, wie dies E. H. Weber zuerst gethan, die Stromgeschwindigkeit in den Capillaren messen, indem man die Weggrösse bestimmt, die ein bestimmtes rothes Blutkörperchen in einer Secunde zurücklegt; man findet sie zu 0,5 bis 0,6 Mm. Beim Warmblüter, so in der durchsichtigen Flughaut der Fledermaus und in dem Mesenterium von Meerschweinchen und jungen Kätzchen ist sie grösser und beträgt etwa 0,8 Mm. in der Secunde. In der Vena jugularis des Pferdes hat A. W. Volkmann die Stromgeschwindigkeit zu 225 Mm., in der Carotis zu 300 bis 400 Mm. gefunden; demnach dürfte sie in der Aorta rund 500 Mm. betragen. Es ist die Geschwindigkeit in der Aorta zweimal so gross als in den Hohlvenen und 600 mal so gross als in den Capillaren. Daraus würde sich ergeben, dass das Strombett von dem Ursprung der Aorta bis zu den Capillaren um etwa das 600fache zunimmt. Wenn auch diese Zahl nur annähernd genau ist, so giebt sie doch wenigstens eine Vorstellung von der ungeheuren Zunahme des Gesammtquerschnittes der Strombahn in den Capillaren.

Methoden zur Bestimmung der Geschwindigkeit der Blutströmung. Die einen von ihnen messen die mittlere Geschwindigkeit an einem bestimmten Gefässquerschnitt ohne Berücksichtigung der durch die Systole und Diastole hervorgebrachten Schwankungen, so Volkmann's Haemodromometer

und C. Ludwig's Stromuhr. Das Haemodromometer besteht aus einer U-förmigen mit starker Sodalösung (zur Verhütung der Blutgerinnung) gefüllten Glasröhre, deren freie Enden wasserdicht in eine Messingröhre eingefügt sind. An dieser befindet sich genau an den Stellen, wo die Röhrenschenkel eingelassen sind, je ein anderthalbfach durchbohrter Hahn, welcher einmal so gestellt werden kann  , dass, nachdem die Enden eines durchschnittenen Gefässes z. B. der Carotis des Pferdes über die Endstücke der Messingröhre festgebunden sind, das Blut durch die Oeffnung beider Hähne ungestört die Messingröhre passiren kann. Mit Hilfe von Zahnrädern können aber auch beide Hähne gleichzeitig so gedreht werden  , dass das Blut plötzlich gezwungen ist, das U-förmige Glasrohr zu durchlaufen. Bei der scharfen Markirung der Grenze zwischen Sodalösung und Blut kann man so die Zeit bestimmen, welche das Blut zum Durchlaufen der Glasröhre, deren Länge bekannt ist, braucht. Indess ergiebt diese Methode nur einen unteren Grenzwerth für die Geschwindigkeit der Blutströmung, denn einmal muss die in Ruhe befindliche Sodalösung durch den Blutstrom erst in Bewegung gesetzt werden, wodurch ein Theil der Geschwindigkeit verzehrt wird, ferner erzeugt das enge Glasrohr mit seiner Krümmung selbst einen nicht unerheblichen Widerstand. Ludwig's Stromuhr, gewissermassen eine verbesserte Modification des Haemodromometer, misst die Blutmenge, welche in bestimmter Zeit durch ein Glasgefäss von bekanntem Rauminhalt hindurchgeht. Zwei oben durch einen gemeinschaftlichen Hals verbundene birnförmige Glasgefässe, deren Inhalt bis zu einer Marke bekannt ist, sind unten in eine Messingscheibe gefasst, die auf der genau abgeschliffenen Oberfläche eines in zwei Röhren auslaufenden Messingstückes luftdicht um 180° drehbar ist. Durch die Messingscheibe und das Messingstück gehen Canäle, welche die Verbindung des Hohlraums der Glasgefässe mit den Röhren des Messingstücks herstellen. Das eine Rohr wird in das centrale, das andere in das periphere Ende einer durchschnittenen Arterie z. B. Carotis vom Hund eingebunden, sodass der Blutstrom beide Flaschen durchsetzen kann. Die an das periphere Gefässende anstossende Glasbirne ist mit defibrinirtem Blut, die andere mit Oel gefüllt. Sobald das Blut aus dem centralen Gefässende in das Oelgefäss einströmt, wird das Oel fortgetrieben und verdrängt das defibrinirte Blut aus der anderen Birne in den peripheren Theil des Blutgefässes. Sobald die vorher mit Blut erfüllte Birne ganz mit Oel gefüllt ist, dreht man den Apparat mit Hilfe eines Knopfes um 180°, dadurch kommt nun wieder die jetzt mit Oel gefüllte Birne mit dem centralen Gefässende in Verbindung, es wird wiederum das Oel durch das einströmende Blut in die andere Birne verdrängt u. s. f. Die Zeit, welche verfliesst, bis die eine Birne infolge der eindringenden Blutmenge ihren Oelinhalt in die andere entleert hat, misst die Geschwindigkeit, mit welcher die Blutmasse in der betreffenden Gefässprovinz (hier Carotis des Hundes) sich bewegt. Es hat sich nun herausgestellt, dass diese Blutmenge für die verschiedenen Gefässprovinzen eine ganz variable ist, ja selbst in demselben Blutgefäss schwankte die in der Zeiteinheit hindurchströmende Blutmenge zwischen sehr weiten Grenzwerthen. Es ist dies wohl darauf zu deuten, dass die Durchgängigkeit und Capacität des Gefässsystems von dem Contractionszutsand der peripheren kleinen Arterien abhängig ist. Aus den Bestimmungen von Ludwig und Dogiel ergibt sich für die Carotis des Hundes eine Geschwindigkeit von 270 bis 490, im Mittel von 380 Mm.

Andere Apparate lassen auch die zeitlichen Schwankungen der Strömungs-

geschwindigkeit erkennen, so Vierordt's Haemotachometer und der Haemodromograph von Chauveau und Lortet. Ersterer besteht aus einem kleinen hohlen mit starker Sodalösung gefüllten Kästchen, an dessen Seitenwänden sich je ein conischer Röhrenansatz findet, der in das centrale resp. periphere Ende eines Blutgefässes eingebunden wird, sodass der kleine Apparat in den Lauf des Blutstroms eingeschaltet ist. In dem Kästchen hängt ein kleines Pendel vertical herab, das durch eine in die vordere Wand des Kästchens eingelassene Glasscheibe von aussen sichtbar ist. Lässt man aus dem Gefäss das Blut in den Apparat strömen, so wird das Pendel abgelenkt und zwar um so stärker, je schneller das Blut hindurchströmt. Die Grösse der Ablenkung wird an einem empirisch zu graduirenden Gradbogen abgelesen. Es zeigt sich hier, dass das Pendel nie in seiner Ruhelage ist, es schwingt immer hin und her, bei jeder Systole wird es stärker abgelenkt, bei jeder Diastole sinkt es ein wenig zurück. Der Haemodromograph besteht aus einer Metallröhre, die ebenfalls zwischen die Enden eines durchschnittenen Gefässes eingeschaltet wird. Die Röhre hat eine kleine rechtwinklige, durch eine Kautschukplatte verschlossene Oeffnung; durch diese Platte ist, etwa bis in die Mitte des Gefässlumens hineinreichend, ein ruderförmiges Stäbchen hindurchgesteckt, dessen ausserhalb des Gefässes befindliches freies Ende die durch den Blutstrom dem in der Röhre befindlichen kürzeren Hebelarm des Stäbchens ertheilten Ablenkungen mittelst einer leichten Feder auf eine vorbeibewegte Papierplatte in vergrössertem Maassstabe aufzeichnet. Auch hier zeigt sich deutlich, dass bei jeder Systole die Blutströmung beschleunigt wird. Beim Pferde fand Chauveau in den grossen Arterien nahe dem Herzen während der Systole eine Geschwindigkeit von 520 Mm., am Anfang der Diastole 220 Mm. und am Ende derselben unmittelbar vor der nächsten Systole die Stromschnelle sogar nur zu 150 Mm.

In welcher Zeit geht die ganze Blutmasse durch das Herz hindurch? Bezeichnet man die durch eine Systole geförderte Blutmenge mit q und ferner die Dauer eines Herzschlages mit t, die gesammte Blutmenge mit Q, und die Zeit, während deren ein derselben gleiches Blutquantum das Herz passirt, mit T, so ist:

$$T : t = Q : q \qquad T = \frac{Q}{q} \cdot t$$

Da $\frac{Q}{q}$ eine Constante ist, im Mittel $= 30$ (S. 33), so ist bei Thieren allgemein $T = 30\ t$. Der Werth für t ergibt sich aus der (mittleren) Schlagzahl des Herzens (S. 38). Für den Menschen berechnet sich danach T auf 26, für das Pferd auf 50, für das Rind auf 40, für den Hund auf 20 und für das Kaninchen auf 13 Secunden, oder mit anderen Worten: Eine der gesammten Blutmasse gleiche Blutquantität passirt beim Pferd in $^{5}/_{6}$, beim Rind in $^{2}/_{3}$, beim Menschen in $^{3}/_{7}$, beim Hund in $^{1}/_{3}$ und beim Kaninchen in $^{1}/_{5}$ Minute das Herz.

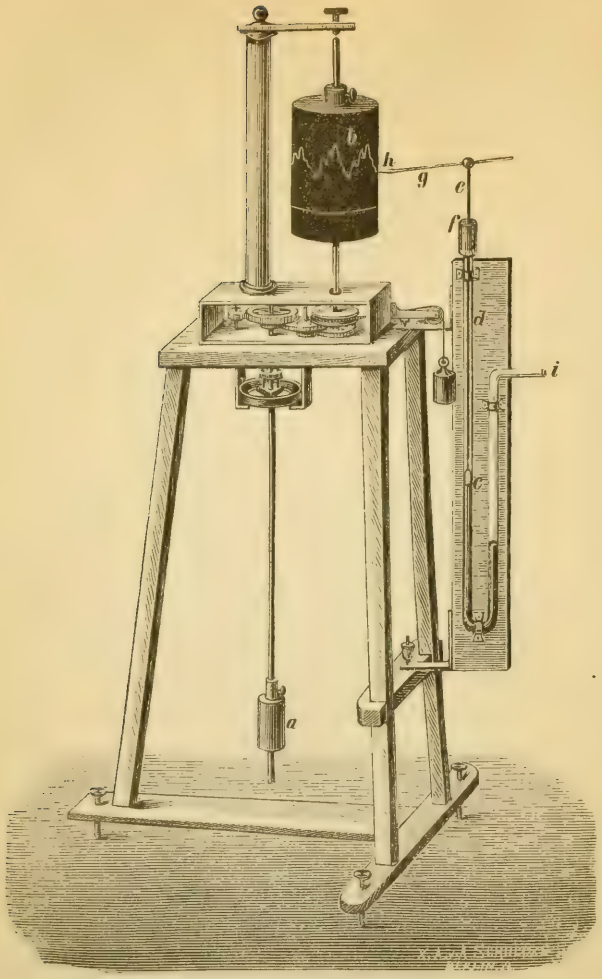
Dauer des Kreislaufes. Die Geschwindigkeit der Blutströmung unterliegt an den verschiedenen Stellen des Gefässsystems einem ausserordentlichen Wechsel ihrer Grösse. Es fragt sich nun, wie lange Zeit braucht ein Bluttheilchen, um von einem Punkt des Körpers auslaufend innerhalb der Gefässbahnen zu demselben Punkt wieder zurückkehren zu können. Man nennt diese Zeit wohl auch die Umlaufszeit des Blutes. Diese Frage hat Eduard Hering

schon vor 50 Jahren in sinniger Weise gelöst. Bei der Unmöglichkeit, die Blutkörperchen selbst mit einem Merkzeichen, einer Marke, an der sie leicht wieder erkennbar werden, zu versehen, brachte er an einem bestimmten Punkt der Kreislaufsbahn eine gelöste Substanz ein, welche mit dem Blutstrome sich mischend dessen Geschwindigkeit annimmt und die selbst in minimalster Menge sicher aufzufinden ist. Er injicirte Pferden in das centrale Ende der V. jugularis ext. eine Lösung von Ferrocyankalium, einem in geringer Dosis unschädlichen Salz, welches mit Eisenchlorid das auch noch in grösster Verdünnung scharf erkennbare Berlinerblau gibt, und prüfte dann das Blut, welches er aus der in die Jugularvene der anderen Seite eingebundenen Canüle durch einen Hahn in mit Eisenchlorid gefüllte, von 5 zu 5 Secunden gewechselte Näpfchen ausfliessen liess, wann zuerst Ferrocyankalium an dieser dem Ausgangspunkte gleichwerthigen Stelle wieder zum Vorschein kommt. Das injicirte Ferrocyankalium gelangt mit dem Blute in's rechte Herz, von da durch den Lungenkreislauf in's linke Herz und kann, von hier ausgetrieben, einmal den längsten Weg durch den ganzen Körperkreislauf zum rechten Herzen zurück, durch die Lungen wieder in das linke Herz u. s. f., als den kürzeren von der Carotis comm. durch die Kopfgefässe nach den Jugularvenen einschlagen, und so liegt es auf der Hand, dass entsprechend der verschiedenen Grösse der Wege auch die Umlaufszeit des Blutes in verschiedenen Versuchen sehr variiren kann. Hering fand beim Pferde diese Zeit im Mittel einer Reihe von Bestimmungen zu etwa 31 Secunden. Vierordt hat die Methode dadurch wesentlich verbessert, dass er die Näpfchen auf eine mit gleichmässiger Geschwindigkeit rotirende Scheibe etwa wie die Trommel des Kymographion (Fig. 10, b, S. 56) anbrachte, sodass nach je $^1/_2$ Secunde ein neues Näpfchen unter die Ausflusscanüle rückte. So fand er die Umlaufszeit des Blutes bei Hunden zu 15—17, bei Ziegen zu 14, bei Kaninchen zu 8 und beim Eichhörnchen zu $4^1/_2$ Sec. und berechnete daraus für den Menschen die Umlaufszeit des Blutes auf etwa 23 Sec.

Druck oder Spannung des Blutes im Gefässsystem. Sind die Druckdifferenzen im Gefässsystem die Ursache der continuirlichen Strömung des Blutes, des Kreislaufs (S. 46), so muss der Druck im Gefässsystem von den Arterien durch die Capillaren nach den Venen successive abnehmen und in den dem Herzen benachbarten Hohlvenen bis auf eine verschwindende Grösse herabsinken. Dieser Satz der Weber'schen Kreislauflehre ist in der That durch die Blutdruckmessungen bestätigt worden. Da nach hydrodynamischen Principien der Druck in einer Flüssigkeit sich überallhin gleichmässig fortpflanzt, also an allen Punkten eines gegebenen Röhrenquerschnittes derselbe ist, so misst man manometrisch den Seitendruck (S. 41) d. h. den Druck, welchen das Blut gegen die Gefässwand ausübt.

Stephan Hales (1748) bestimmte den Druck, indem er, wie bei der Messung des Ausflussdrucks in starren Röhren, das Blut selbst in einer mit dem Gefäss seitlich communicirenden verticalen Glasröhre in die Höhe steigen liess. Das Blut steigt so lange auf, bis der Druck der Blutsäule im Manometer der Spannung des Blutes im Gefässrohr das Gleichgewicht hält. Poiseuille bediente sich eines zweischenkligen, mit Quecksilber gefüllten Manometers, dessen kürzerer Schenkel mittels eines Ansatzstückes mit einer Arterie centralwärts verbunden wurde. Er nannte die Vorrichtung: Blutdruckmesser, Haemodynamometer. Um bei der Druck-

Fig. 10.

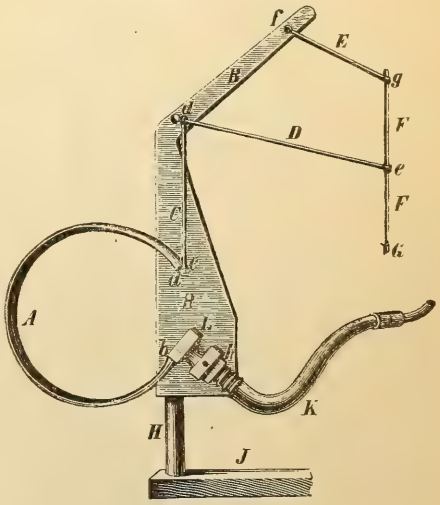


Kymographion von Ludwig.

bestimmung den normalen Blutlauf nach den Capillaren nicht zu hindern und anderseits die Gerinnung des Blutes im Ansatzstück zu vermeiden, fügte C. Ludwig das Manometerrohr nicht endständig, wie seine Vorgänger, sondern mittels einer ⊢ förmigen Canüle seitlich in die Arterie ein. Der Apparat bildet gewissermassen einen Seitenzweig, auf den die strömende Blutmasse wirkt. Da nun ferner der Blutdruck fortwährend auf- und abschwankt, und zwar so rasch, dass das Auge der auf- und abwogenden Quecksilbersäule kaum zu folgen vermag, so machte Ludwig aus dem Haemodynamometer auf höchst sinnige Weise einen Registrirapparat, bei welchem die Quecksilbersäule im Manometer ihre Schwan-

kungen selbst aufzeichnet. Dieser Apparat heisst Kymographion oder Wellenzeichner (Fig. 10). Auf dem Quecksilberspiegel des längeren Manometerschenkels d ruht ein kleiner leichter Glas- oder Elfenbeincylinder c, der oben in einen dünnen Stahldraht übergeht. Der „Schwimmer" c bewegt sich in einer leichten Führung f; oben bei e trägt er eine leichte Zeichenfeder g, welche die Bewegung des Schwimmers, also auch die Schwankungen der Quecksilbersäule mittels der Spitze h auf eine durch ein Uhrwerk mit gleichmässiger Geschwindigkeit in Rotation erhaltene Trommel b verzeichnet. Die Verbindung zwischen der ins Blutgefäss eingeführten Canüle und der Quecksilbersäule wird durch ein mit starker Sodalösung gefülltes Bleirohr hergestellt. Das Kymographion gibt im Allgemeinen die Werthe des Mitteldruckes richtig an, nur ungenau die Höhe und den zeitlichen Ablauf der Einzelschwankungen, wie sie den Pulswellen entsprechen, weil die Quecksilbersäule, einmal aus der Gleichgewichtslage herausgebracht, in Eigenschwingungen geräth, welche das Zustandekommen der einzelnen vom Blutdruck erzeugten Schwankungen stören. A. Fick hat deshalb einen anderen Apparat nach dem Princip des Bourdon'schen Metallmanometer ersonnen, das Federmanometer (Fig. 11). Eine C-förmig gekrümmte Hohlfeder aus dünnem Metallblech hat die Eigenschaft, dass sie sich, wenn in ihrem Innern der Druck erhöht wird, aufbiegt und ihre Krümmung verringert und bei Herabsetzung des Innendrucks sich stärker krümmt. Eine solche mit Alcohol gefüllte, hohle Messingfeder A vertritt das Manometerrohr. Diese bei a geschlossene Feder hat an ihrem befestigten Ende b eine Oeffnung, welche durch ein, mit conc. Sodalösung gefülltes Bleirohr K mit dem Blutgefäss in Verbindung steht, das andere freie Ende a der Feder trägt ein sehr leichtes Hebelsystem C D E F aus Schilf, welches die durch die Druckschwankungen im Innern der Feder bedingten kleinen Excursionen des freien Endes a auf eine vertical geführte Schreibfeder G in vergrössertem Massstabe überträgt; letztere verzeichnet dieselben auf die rotirende Trommel des Kymographion. Da die Trägheit und die Eigenschwingungen des Apparates so gut wie Null sind, so erhält man eine genaue Wiedergabe der zeitlichen Verhältnisse und der relativen Grösse der Druckschwankungen, nicht aber die absolute Druckhöhe, letztere nur auf dem Umwege empirischer Graduirung des Apparates.

Fig. 11.



Federmanometer von A. Fick.

Zur Bestimmung des Druckes in den Capillaren belastete N. Kries auf die Haut des Menschen gelegte kleine Glasplättchen mit steigenden Gewichten so lange, bis die Haut eben zu erblassen begann. Offenbar ist diese Methode wenig scharf.

Da der Druck in den Arterien einer steten Schwankung unterworfen ist, mit jeder Systole des Herzens etwas zunimmt, in der Diastole wieder etwas absinkt, da der Druck ferner mit den Phasen der Athembewegungen, wie später gezeigt werden wird, steigt und fällt, so ist die Bestimmung der absoluten Druckhöhe nicht angängig, man muss sich mit der Bestimmung des Mittels aus diesen Druckschwankungen, des sog. mittleren Blutdrucks begnügen. Dieser beträgt in der Carotis des Pferdes 210—320 Mm. Quecksilber, bei Hunden, je nach deren Grösse, 100—170 Mm., beim Schaf und Kalb etwa 170 Mm., bei der Katze 150 Mm., bei der Ziege 140 Mm., beim Kaninchen 90—110 Mm. Hg. Der Druck wächst also im Allgemeinen mit der Körpergrösse, nicht aber proportional der Grössenzunahme. Beim Menschen schätzt man den Druck in der Aorta auf ca. 250 Mm. Hg., entsprechend 3,4 Mtr. Wasser. Junge und sehr alte Individuen haben einen niederen Blutdruck als Individuen mittleren Alters. Der Blutdruck ist ferner bei Kaltblütern erheblich kleiner als bei Warmblütern, so beträgt er nach Volkmann in einer Kiemenarterie des Hechtes etwa 60, im Aortenbogen des Frosches ca. 25 Mm. Hg. Vom Herzen bis zu den kleinsten Arterien nimmt der Druck nur ganz unbedeutend ab, nach H. Jakobson etwa wie 6 : 5. Der Widerstand, den das Blut erfährt, wenn es von den grossen weiten Arterien zu den kleinen engen fortschreitet, ist so gering im Vergleich zu dem hinter den kleinen Arterien gelegenen Widerstande, dass er nur wenig in die Beobachtung fällt. Der geringste Umstand kann sogar bewirken, dass der Druck in einer vom Herzen entfernten Arterie z. B. der Femoralis grösser wird als in einer dem Herze näheren, der Carotis; es braucht nur der Widerstand peripherwärts von der Femoralis durch Contraction der Ringmuskeln in deren kleinsten Endästen zu steigen, um den Druck in der Femoralis über den zeitigen Carotisdruck zu erheben. Auf dem Wege von den kleinen Arterien zu den Capillaren und in dem so ausserordentlich erweiterten Strombett der letzteren stellt sich ein ungeheurer Widerstand der Blutströmung entgegen; hier wird ein so beträchtlicher Theil der von den Herzcontractionen stammenden Druckkraft des Blutes verzehrt, dass jenseits der Capillaren, in den Venenanfängen der Druck nur noch rund $^1/_{15}$ derjenigen Höhe beträgt, welche er in den kleinen Arterien vor den Capillaren behauptet hatte. Der ganze Herzdruck bis auf etwa den 15. Theil ist in den Capillaren zwecks Ueberwindung der dort vorhandenen Widerstände verloren gegangen. In der Mitte der Capillarbahn herrscht, nach E. du Bois-Reymond, die Hälfte des in den grossen Arterien bestehenden Drucks, und es ist dies, wie wir später sehen werden, für das Zustandekommen der Transsudationsvorgänge in den Capillaren von grosser Bedeutung. So fand Kries den Capillardruck in der Fingerhaut zu 38, am Ohr zu 20 Mm. Hg, also zu etwa $^1/_7$—$^1/_{12}$ des Aortendrucks. In den Venen nimmt der Druck centralwärts d. h. nach dem Herzen zu schneller ab als in den Arterien. So beträgt er nach Jakobson beim Schaf in der V. cruralis 11 Mm., in der

V. brachialis 9 Mm., in der V. facialis ext. 0,3 Mm. Hg. Infolge dieser so ungeheuren Druckdifferenz im Arterien- und Venensystem sieht man aus einer angeschnittenen Arterie das Blut mehrere Fuss hoch im Strahle herausspritzen, während es aus der verletzten Vene langsam abläuft. Theoretisch sollte in den Hohlvenen beim Uebergang in den rechten Vorhof der Blutdruck = 0 sein, weil hier keine Widerstände mehr zu überwinden sind, indess findet man hier sogar einen negativen Druck d. h. der Druck des Blutes auf die Gefässwand ist kleiner als der Atmosphärendruck, infolge dessen wird das Blut aus den dem Herzen benachbarten Venen angesaugt. aspirirt. So beträgt der Druck in der V. jugularis und V. subclavia dicht am Bildungswinkel der V. anonyma —0,1 bis —0,6 Mm. Hg. Um das Verständniss für diese Ansaugung des Blutes nach dem Herzen zu gewinnen, müssen wir auf die Druckverhältnisse im Innern des Herzens eingehen. Dass der Maximaldruck in der linken Kammer den Maximaldruck in der Aorta noch um eine geringe Grösse überbieten muss, ist begreiflich, denn sonst würde eben der sich contrahirende Ventrikel sein Blut nicht in die Aorta hineinpressen können. Nach Goltz und Gaule, die diese Verhältnisse genauer untersucht haben, ist der Druck im linken Ventrikel des Hundes um 8—14 Mm. Hg höher als der Aortendruck. Es steht damit im Einklang die Beobachtung von Ludwig, der die systolische Druckzunahme in der Carotis des Hundes zu 10 Mm. Hg, also eine systolische Druckzunahme von $^1/_{16}$ gefunden hatte; beim Pferde beträgt sie 10—16 Mm. Hg. Indem nun am Ende der Systole die aufeinander gepressten Herzwandungen vermöge ihrer Elasticität auseinanderschnellen und das während der Systole aus den Herzwandungen ausgepresste Blut nunmehr mit Beginn der Diastole unter dem hohen Aortendruck mächtig in die Art. coronariae cordis einströmt, muss zur Anfüllung des so entstehenden Hohlraumes das Blut nach dem Herzen angesogen werden (S. 32). Die Grösse der allein vom Herzen ausgeübten Saugkraft beträgt für den linken Ventrikel des Hundes —7 bis —23.5 Mm. Hg, für die rechte Kammer nur etwa $-^1/_2$ bis $-1^1{}_2$ Mm. Hg. Nunmehr begreift es sich auch, woher der Druck in den dem Herzen nahen Venen, wenn auch nur wenig, so doch negativ ist. Infolge dieses unteratmosphärischen Druckes, unter welchem die dem Herzen nahen Venen stehen, kann es sich ereignen, dass beim Anschneiden dieser Venen Luft in das centrale Ende aspirirt wird, ein Ereigniss, das, wofern die Luft in einigermassen beträchtlicher Menge eindringt, infolge Verstopfung der Lungencapillaren durch die Luftbläschen zum Tode durch Erstickung führt.

Contrahiren sich die Ringmuskeln der kleinen Arterien, so steigt infolge der so erhöhten Widerstände zwar der Druck in den Arterien diesseits d. h. nach dem Herzen zu, dagegen sinkt der Druck in den Capillaren und Venen; die Schnelligkeit des Blutlaufs ist dem entsprechend herabgesetzt. Stellt das Herz seine Schläge vollständig ein, so sinkt der Blutdruck ausserordentlich stark bis zu einem Werth ab, welcher der Spannung des ruhenden Blutes entspricht: der-

selbe ergab sich in den Arterien des Hundes nach Brunner zu 10 bis 15 Mm. Hg. Dass nunmehr überhaupt noch ein nachweisbarer (positiver) Druck vorhanden ist, kann nur darin seinen Grund haben, dass die im Gefässsystem enthaltene Blutmenge grösser ist, als das Gefässsystem fassen kann, wenn seine Wandungen sich im natürlichen, nicht ausgedehnten Zustande, in elastischem Gleichgewicht befinden, dass mit anderen Worten das Gefässsystem mit Blut überfüllt ist (S. 45). Die Ueberdehnung der Arterien in der Norm ist auch, wie schon Harvey bekannt war, der Grund, weshalb nach eingetretenem Herzstillstand die Arterien, indem sie zurückfedern und das in ihnen enthaltene Blut austreiben, in der Leiche zumeist blutleer und lufterfüllt angetroffen werden.

Bemerkenswerth sind die Druckverhältnisse bei Blutentziehung und Bluttransfusion. Sobald man einem Thiere nur bis zu $^1/_3$ seiner Blutmenge ($= {}^1/_{10}$ des Körpergewichtes) entzieht, sinkt der Mitteldruck nicht ab und steigt ebenso wenig an, wenn das entzogene Blut wieder in die Gefässbahn zurückgeleitet wird. Erst bei einem Verlust von $^2/_3$ beginnt nach Lesser der Druck zu sinken, und dieser Abfall wird bei Entziehung von $^1/_2$ der Blutmenge sehr beträchtlich. Ist der Blutverlust noch grösser, etwa $^2/_3$—$^3/_4$ der Gesammtmenge, so sinkt der Druck immer tiefer, und sehr bald stellt das Herz seine Pulsationen überhaupt ein. Dass die eventuell noch unter diesen Umständen lebensrettende Wirkung des transfundirten Blutes nur auf der Füllung des Gefässsystems durch das eingeführte Flüssigkeitsvolum und auf dem dadurch bedingten Ansteigen des Blutdruckes und secundärer Anregung der Herzthätigkeit beruht, ergibt sich daraus, dass nach Kronecker und Sander eine Infusion von $^3/_4$ proc. Kochsalzlösung ebenso lebensrettend wirkt. Letztere ist sogar nach den Untersuchungen von v. Ott der Transfusion defibrinirten Blutes wegen der mit dieser verbundenen Gefahren der intravasculären Gerinnung (S. 24) entschieden vorzuziehen.

Alles, was für den Körperkreislauf bislang erörtert worden ist, hat in gleicher Weise auch Geltung für den Lungenkreislauf. Auch hier ist der Druck am grössten in den Lungenarterien, sinkt ausserordentlich auf dem Wege durch die Capillaren, ist in den Lungenvenen nur wenige Millimeter Hg und wird in der Nähe der Einmündung in den linken Vorhof ein wenig negativ. Nur ist nach Beutner's Bestimmungen bei Hunden, Katzen und Kaninchen, wie nach denen von Chauveau und Faivre beim Pferde der Druck in der Lungenarterie nur etwa $^1/_3$ von dem in der Carotis. Dem entsprechend verhält sich der Maximaldruck in der rechten Herzkammer zu dem in der linken beim Hunde wie 2 : 5, beim Pferde nach Marey und Chauveau wie 1 : 4. Erwägt man, um wie viel geringer die Widerstände auf der kurzen Bahn durch die Lungen gegenüber denen des vielmals grösseren Strombettes der Körpercapillaren sind, so wird man damit auch das bereits erwähnte Factum im Einklang finden, dass nämlich die rechte Herzwand nur halb so dick als die linke ist (S. 27).

In den Venen ist bei normaler Blutbewegung der Druck schon so gering, dass die kleinsten Widerstände genügen, die Entleerung

der Venen zu behindern, zur Stauung des Blutes in den Venen, zur Füllung derselben und damit zu einer verringerten Geschwindigkeit des Blutlaufs in den Venen zu führen. Beim aufrechten Stehen muss das Blut in den Extremitäten sich von der Peripherie centralwärts, also entgegen der Schwere bewegen, daher es schon unter normalen Verhältnissen, besonders bei Individuen, die viel stehen oder eine stehende Beschäftigung treiben, leicht zu Stauungen in den Venen im Gebiete der V. saphena und zu consecutiven Erweiterungen der schlaffen Venenwände kommt. Von dem störenden Einfluss der Schwere auf die Blutbewegung in den Venen kann man sich leicht überzeugen, wenn man einmal den Arm eine Minute schlaff herunterhängen lässt und ihn dann vertical aufwärts hält. Im ersten Fall wird die Hand roth bis blauroth, die sonst kaum sichtbaren Venen auf dem Handrücken und in der Haut des Vorderarms treten als deutliche, prall gefüllte Stränge hervor; die Füllung der Venen in den Arm- und Handvenen bedeutet aber nichts Anderes, als dass infolge der verlangsamten Blutbewegung eine Stauung des Venenblutes sich ausgebildet hat. Wird dann die Hand vertical erhoben, sodass die Blutbewegung im Arme in der Richtung der Schwere und begünstigt durch diese stattfindet, so entleeren sich die Venen schnell, die Hand erscheint wieder blass, die Venenstränge sind nicht mehr sichtbar, das Venenblut bewegt sich unbehindert mit beschleunigter Geschwindigkeit. Es würde vollends zu fast dauernden Stauungen im Venensystem infolge der Muskelcontractionen kommen. Ziehen sich die Körpermuskeln zusammen und werden sie hierbei kürzer und dicker, so wird auf die innerhalb der Muskeln und zwischen den einzelnen Muskeln verlaufenden zahlreichen Venen ein beträchtlicher Druck ausgeübt, der zur Compression und Verdrängung ihres Inhalts in die oberflächlichen Venen führen muss. In diesen würde das Blut sich stauen und in Theilen, in welchen die Blutbewegung entgegen der Schwere stattfindet, zu erheblichen Störungen der Fortbewegung führen. Dies wird durch die in den Extremitätenvenen von Strecke zu Strecke vorhandenen Klappen verhütet. Die Venenklappen aus Bindegewebe bestehend, das reichlich mit elastischen Elementen durchsetzt ist, sind so gebaut, wie die Taschen der Semilunarklappen (S. 31) und einander paarig gegenübergestellt; der Hohlraum der Tasche sieht nach dem Herzen zu. Diese Klappen fehlen einmal da, wo kein Druck auf die Venen von aussen stattfinden kann, also in den Venensinus des Gehirns und in den Knochenvenen, ferner bei den meisten Säugethieren in denjenigen Venen, welche die Pfortader zusammensetzen: V. lienalis, gastrica sup., mesenterica inf. Die Venenklappen finden sich in besonderer Ausbildung an den unteren Extremitäten, aber auch in den vom Kopf herabführenden Venen, endlich bei Thieren, bei denen wie bei den Walfischen (Cetaceen) das Blut einen ganz horizontalen Verlauf hat, sodass die Annahme, sie sollten der Schwere allein Widerstand leisten, nicht zutrifft. Vielmehr kommt den Venenklappen in den Extremitäten folgende Bedeutung zu: Contrahiren wir z. B. die Beinmuskeln, so werden die darin gelegenen Venen compri-

mirt. Infolge davon strebt das Blut in den Venen von der gedrückten Stelle sowohl nach unten als nach oben auszuweichen. Das nach unten zurückstrebende Blut fängt sich in den Klappen, ganz wie dies bei den halbmondförmigen Klappen am Aortenursprung erörtert worden ist (S. 31, Fig. 6), diese stellen sich und schliessen das Lumen der Vene durch Aneinanderlagerung ihrer Ränder in der Mitte des Gefässrohrs ab; das Blut kann nicht nach unten resp. peripherwärts zurück, sondern nur nach vorwärts d. h. nach dem Herzen zu, und so wird die Circulation in den Venen durch die Bewegung der willkürlichen Muskeln, von denen — ausser im Schlaf — abwechselnd bald diese bald jene in Thätigkeit kommen, kräftig unterstützt. Sobald Muskelcontractionen eintreten, steigt unmittelbar der Druck im arteriellen Systeme. Indem die Widerstände für den Blutlauf in den contrahirten Muskeln wachsen, muss nothwendiger Weise centralwärts von ihnen der arterielle Druck steigen.

Eine andere Hilfskraft für die so leicht Störungen unterworfene Blutbewegung in den Venen gibt die ansaugende Kraft, die Aspiration, welche auf die Endstücke der Hohlvenen stattfindet und eine doppelte ist. Die eine, von der Saugkraft des Herzens herrührend (S. 34), ist synchron mit den Herzschlägen und wird als „Vorhofsaspiration" bezeichnet. Eine zweite Aspiration übt der bei jeder Athmung sich erweiternde Brustraum auf die in ihm verlaufenden Endstücke der Hohlvenen aus. Bei der Lehre von der Athmung wird dieses Moment eingehender besprochen werden.

Zur Beförderung der Blutbewegung in den Venen finden sich endlich an Orten, wo dem Kreislauf besondere Schwierigkeiten in den Weg gelegt sind, Theile, die ganz unabhängig vom Herzen pulsiren, Hülfs- oder accessorische Herzen, so das sog. Caudalherz an der Schwanzvene des Aals, das Herz in der Flughaut der Fledermäuse u. A.

Grösse der Arbeitsleistung des Herzens. Die erste approximative, auch jetzt noch im Wesentlichen zutreffende Berechnung der Herzarbeit hat Robert Mayer in scharfsinniger Weise angestellt. Die Arbeit A, die der linke Ventrikel bei jeder Systole leistet, besteht darin, dass er eine Blutmenge q in die Aorta wirft entgegen den dort bestehenden Widerständen, welche durch die Druckhöhe des Blutes in der Aorta h gegeben sind; sie ist daher gleich der Arbeit des Emporhebens der Blutmenge q auf die Höhe h. Für den Menschen beträgt q 0,188 Kgrm. (S. 33), h = 250 Mm. Hg (S. 58) oder 3,2 Mtr. Blut[1]), also $A = 0{,}188 \times 3{,}2$ Kilogrammmeter (mk). Nun muss aber auch die Geschwindigkeit v, mit der das Blut in die Aorta eingetrieben wird, berücksichtigt werden; bei gleichbleibender Druckhöhe h ist die Ausflussgeschwindigkeit v nach dem Torricelli'schen Theorem (S. 41) gleich der Geschwindigkeit, welche ein fallender Körper erlangen würde, wenn er von der Höhe h herabfiele, also $v = \sqrt{2gh}$, wobei g die beschleunigende Kraft der Schwere = 9,81 Mtr. bedeutet.

[1]) Da 1,06 das spec. Gewicht des Blutes (S. 7), 13,6 das des Quecksilbers ist, so ist 250 Mm. Hg $= 250 \cdot \frac{13{,}6}{1{,}06} = 3200$ Mm. oder 3,2 Mtr. Blut.

Es ist sonach $h = \frac{v^2}{2g}$; die Ertheilung der Strömungsgeschwindigkeit v an die Blutmenge q ist gleich einer Arbeit $q \frac{v^2}{2g}$, denn von der Höhe $h = \frac{v^2}{2g}$ herabfallend würde die Blutmenge q dieselbe Geschwindigkeit erlangen. Nun ist aber die Geschwindigkeit v in der Aorta = 0,5 Mtr. (S. 52). Demnach ergibt sich als Arbeit des linken Ventrikel bei jeder Systole:

$$A = 0{,}188 \times 3{,}2 \text{ mk} + 0{,}188 \left(\frac{0{,}5^2}{2 \times 9{,}81}\right) \text{mk} = 0{,}188\,(3{,}2 + 0{,}127)$$

Bei einer Pulszahl von 70 in der Minute:

$A_m = 70 \times 0{,}188 \times 3{,}327$ mk = 43,783 mk.
Die Arbeitsleistung des rechten Herzens ist auf etwa $^2/_5$ jener Grösse (S. 60) zu veranschlagen = 17,513 „
Also Gesammtarbeit beider Ventrikel in der Minute . . . = 61,296 mk.

Für 24 Stunden beträgt sie $24 \times 60 \times 61{,}296 = 88310$ mk.

Die tägliche Arbeitsleistung des menschlichen Herzens von 88310 mk entspricht $^1/_{73}$ Pferdekraft (1 Pferdekraft = 75 mk in der Secunde).

Für das Herz des Pferdes würde, da $q = {}^1/_{375}$ des Körpergewichtes (S. 33), also 1 Kgrm. beträgt, sein

$$A = 1 \text{ Kgrm.} \times 3{,}327 \text{ Mtr.} = 3{,}327 \text{ mk.}$$

und bei einer Pulszahl von 30 in der Minute:

$A_m = 30 \times 3{,}327 = 99{,}81$ mk.
Für den rechten Ventrikel $^1/_4$ davon (S. 60) = 24,95 „
Arbeit des Herzens in der Minute . . . = 124,75 mk.

Also für 24 Stunden: $24 \times 60 \times 124{,}75 = 179640$ mk, entsprechend etwa $^1/_{36}$ Pferdekraft; somit ist die Arbeitsleistung des Pferdeherzens etwa nur doppelt so gross als die des Menschenherzens.

$^1/_{73}$ Pferdekraft erfordern etwa 28 Grm. Kohle, $^1/_{37}$ Pferdekraft 56 Grm. Kohle. Es ist diese Thatsache der grossen Arbeitsleistung des Herzens ein Beweis für den reichlichen Stoffverbrauch des Herzens. Bei einem Consum von 28 Grm. Kohlenstoff pro Tag würde das Herz des Menschen in ca. $3^3/_4$ Tagen seinen ganzen Vorrath an Kohlenstoff verbrauchen.

3. Die Athmung oder Respiration.

Die Trennung des Kreislaufs in zwei ungleich grosse Halbringe, den Körper- und Lungenkreislauf muss schon von vorn herein die Aufmerksamkeit darauf lenken, dass diese Gegenüberstellung der Lunge und des übrigen Körpers nicht eine blosse Zufälligkeit ist. Es muss sicherlich eine tiefe Bedeutung haben, dass bei den Säugethieren und

Vögeln jedes Blutttheilchen, welches aus der Circulation durch den Körper nach dem rechten Herzen zurückkehrt, nicht sofort wieder in die Aorta und deren Verzweigungen getrieben wird, vielmehr zuvor erst die Lungen passirt haben muss, ehe es wieder in den Körperkreislauf gelangt (S. 26).

Was geschieht nun mit dem Blute in den Lungen? Das Blut tritt in den Lungen mit der in diese eingesogenen atmosphärischen Luft in Austausch, nimmt aus ihr die gasigen Bestandtheile, an denen es bei seinem Durchgang durch die Körperorgane Verlust erlitten, auf und gibt umgekehrt an die Lungenluft diejenigen gasförmigen Stoffe ab, mit denen als den Zersetzungsproducten der Organe es sich während seiner Strömung durch den Körper beladen hat. Die Gesammtheit dieser Austauschprocesse zwischen Blut einerseits, Lungen- oder atmosphärischer Luft anderseits bezeichnet man als Athmung oder Respiration.

Das Leben der Thiere ist so sehr von der freien Communication mit der atmosphärischen Luft abhängig, dass Thiere, denen der Luftzutritt entzogen wird, ausnahmslos in kurzer Zeit an Luftmangel zu Grunde gehen, ersticken. Entziehung der Luft auf selbst kürzere Zeit wirkt also tödtlich. Nun sehen wir aber Thiere z. B. Fische unter Wasser leben, also ohne dass sie mit der Luft direct in Berührung kommen. Hier vertritt die ständige Communication des Wassers mit der darüber stehenden Luft den directen Luftzutritt. Das Wasser nimmt, wie wir weiterhin sehen werden, aus den darüber gelagerten Luftschichten ein gewisses Quantum Luft auf, und diese vom Wasser verschluckte, absorbirte Luft ermöglicht denselben Austausch wie bei den in der Luft lebenden Thieren die Atmosphäre. Macht man Wasser durch Auskochen luftfrei, so sterben in dasselbe eingesetzte Fische binnen Kurzem.

Chemismus der Athmung.

Durch später zu beschreibende mechanische Vorrichtungen wird atmosphärische Luft in die Lungen eingesogen, inspirirt und wieder ausgehaucht, exspirirt. Beide Vorgänge, die In- und Exspirationen erfolgen alternirend und rhythmisch, und den Ablauf einer In- und Exspiration bezeichnet man als Athemzug. Um nun die einzelnen in den Lungen aufgenommenen und ausgehauchten Bestandtheile kennen zu lernen, ergibt sich als einfachster Weg: die Vergleichung der Zusammensetzung der atmosphärischen oder Inspirationsluft mit der der Ausathmungs- oder Exspirationsluft.

Die atmosphärische Luft ist ein Gemenge von (im Mittel)

O . . .	20,93	Volumprocent
N . . .	78,19	„
CO_2 . .	0,04	„
H_2O . .	0,84	„
	100,00	Volum.

Ausserdem sind darin enthalten Spuren von salpetriger Säure, Ammoniak, Grubengas und sog. Sonnenstäubchen (Staub, Kieselsäure, kleinste mit dem Staub aufgewirbelte Partikel anorganischen und organischen Ursprungs, mikroskopisch eben sichtbare Keime organischer Wesen, denen als Erregern der Gährung, Fäulniss und ansteckender Krankheiten eine von Tag zu Tag wachsende Bedeutung zukommt).

Die Menge des Wasserdampfes in der Luft unterliegt je nach der Temperatur sehr erheblichen Schwankungen, auch die Windrichtung ist darauf von Einfluss. Ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, so enthält ein Cubikmeter Luft im Maximum:

bei 0^0 C. . . .	4,8	Grm.	Wasser
„ 10^0 „ . . .	9,3	„	„
„ 20^0 „ . . .	17,1	„	„
„ 30^0 „ . . .	29,4	„	„
„ 37^0 „ . . .	42,2	„	„

Ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, so nennt man sie „feucht". Gewöhnlich enthält die Luft rund 1 Volumproc. Wasserdampf. Enthält die Luft nur $^1/_4$ des zur Sättigung (bei der betreffenden Temperatur) erforderlichen Wassergases, so ist sie bereits als sehr trocken anzusehen.

Die ausgeathmete Luft enthält qualitativ dieselben Bestandtheile: O, N, CO_2, Wassergas. Die Veränderungen, die sie gegenüber der Einathmungs-, der atmosphärischen Luft zeigt, sind quantitative und im Wesentlichen folgende: Die ausgeathmete Luft ist reicher an CO_2 und ärmer an O als die eingeathmete.

Es enthält:

In 100 Volumtheilen	die Inspirations-	die Exspirationsluft	Differenz
O	20,81	16,03	—4,78
CO_2	0,04	4,38	+4,34

Die ausgeathmete Luft enthält also etwa $^1/_5$ weniger O als die atmosphärische Luft, ihr CO_2-Gehalt aber ist über 100 mal grösser.

Ferner ist die ausgeathmete Luft wärmer als die atmosphärische, und zwar hat sie, da sie aus dem Körperinnern kommt, auch annähernd die Temperatur des Körpers, etwa $+37^0$ C. Es wird also zur Erhebung der kälteren Inspirationsluft auf die Temperatur des Körpers von letzterem Wärme abgegeben.

Valentin und Brunner fanden

bei einer Lufttemperatur von	die Temperatur der Ausathmungsluft
—6,3 ^{0} C.	zu 29,8 ^{0} C.
+ 15—20 ^{0} C.	37,3 ^{0} C.
+ 41,9 ^{0} C.	38,1 ^{0} C.

Es wird also bei einer Wintertemperatur von —6^0 C. die Luft um volle 36^0 erwärmt, erreicht aber, unzweifelhaft infolge ihres nur kurzen Verweilens in den Lungen, nicht die Bluttemperatur; bei einer Temperatur von 17^0 geschieht die Erwärmung nur um 20^0. Durch Einathmung sehr heisser trockener Luft (wie z. B. in den Tropen) kann die Temperatur der Einathmungsluft, wohl auf Kosten einer Wasserverdunstung in den Lungen, ein wenig herabgestimmt werden.

Drittens ist die Ausathmungsluft reicher an Wasserdampf als die Einathmungsluft, und zwar ist sie in der Regel mit Wasserdampf gesättigt, sodass beim Uebertritt in die kältere Aussenluft ein Theil des Wasserdampfs sich in Nebelform als tropfbar flüssiges Wasser niederschlägt. Das Blut verdampft also in den Lungen beträchtliche Mengen Wassers. Nach Pettenkofer und Voit werden in 24 Stunden 800—2000 Grm. Wasser von den Lungen eines erwachsenen Mannes ausgehaucht.

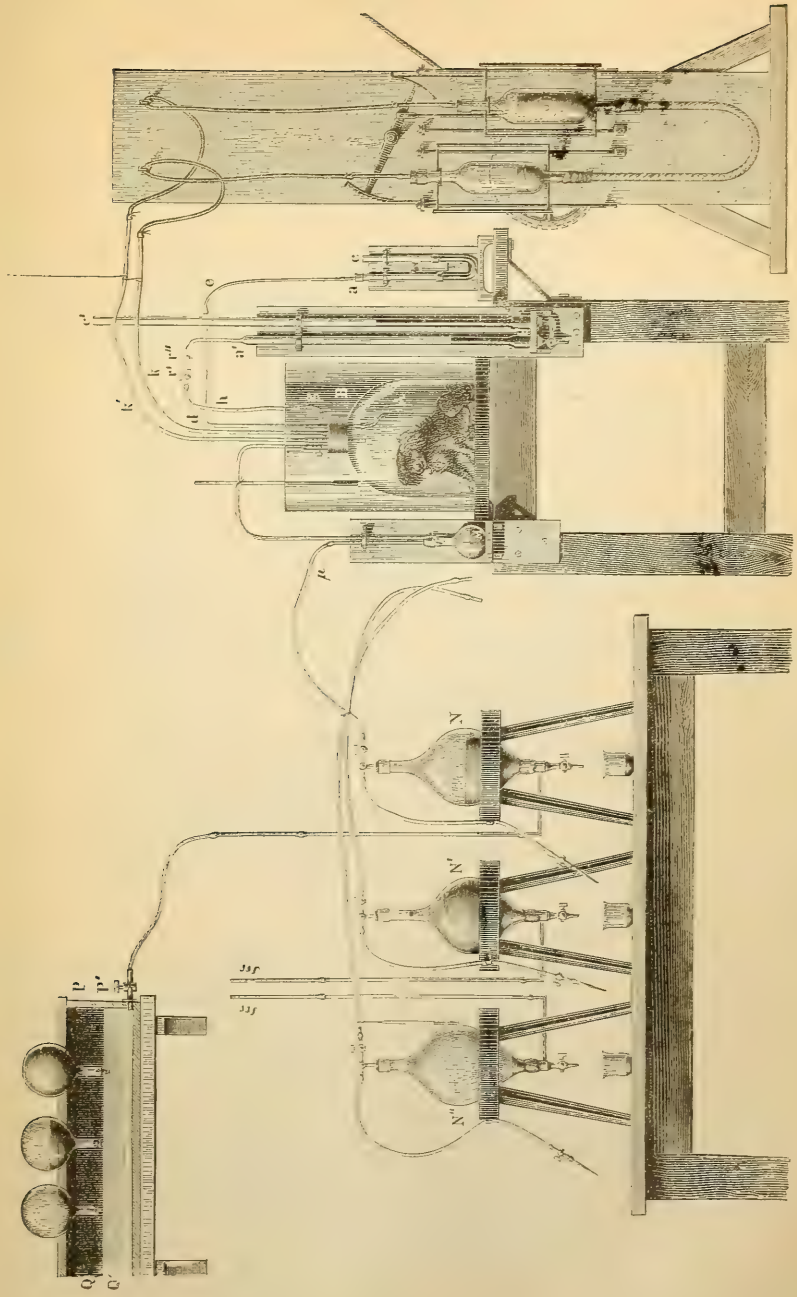
Endlich ist das Volumen der ausgeathmeten Luft grösser als das der eingeathmeten. Indess ist diese Volumenzunahme nur Folge der erhöhten Temperatur und der dadurch bedingten Expansion der Wasserdämpfe. Reducirt man das Volumen der Ausathmungsluft auf die zeitige, niedere Temperatur der Atmosphäre, also der Inspirationsluft, so findet man jenes sogar noch um $^1/_{40}$—$^1/_{50}$ geringer als dieses.

Die ersten drei Veränderungen kann man durch sehr einfache Hilfsmittel vorführen. Athmet man durch ein Rohr in eine mit klarem Kalk- oder Barytwasser beschickte Flasche aus, so sieht man schon nach wenigen Exspirationen das Wasser durch Entstehung eines feinkörnigen Niederschlags von kohlensaurem Kalk oder Baryt sich milchig trüben. Die Temperatur der Ausathmungsluft stellt man fest, indem man in ein Glasrohr ausathmet, in dessen seitlich angebrachtem Schenkel ein Thermometer steckt, dessen Cuvette in das Lumen des Rohrs hineinragt. Da die Ausathmungsluft mit Wasserdampf gesättigt ist, so schlägt sich dieser in Tropfenform nieder, sobald man einen kälteren Gegenstand z. B. eine Glasscheibe oder eine blanke Metallfläche anhaucht.

Um die Grösse des respiratorischen Gaswechsels festzustellen, sind eine Reihe von Methoden ersonnen worden, von denen nur die vorzüglichsten hier Erwähnung finden mögen.

Athmet ein Thier, wie dies bis auf Dulong und Despretz der Fall gewesen ist, in einem abgeschlossenen Luftraum, so athmet es in jedem folgenden Augenblick eine Luft ein, die CO_2 und Wasser enthält, welche das Thier selbst ausgehaucht hat. Es ergibt dann die Bestimmung der Zusammensetzung der Luft am Ende des Versuchs nicht das directe Resultat des Athmungsprocesses; zudem wird, wie sich herausgestellt hat, mit der fortschreitenden Verschlechterung der abgeschlossenen Luft durch die Ausathmungsproducte der Gaswechsel selbst erheblich modificirt. Es ist also nöthig, dem abgeschlossenen Behälter, in dem sich das Versuchsthier befindet, stets nach Bedarf neue Luft zu- und die durch das Athmen veränderte Luft beständig abzuführen, also den Behälter dauernd zu ventiliren. Dergleichen Vorrichtungen, Respirationsapparate, haben Regnault und Reiset und in neuerer Zeit im grossartigen Massstabe Pettenkofer construirt. Regnault und Reiset's Apparat (Fig. 12, S. 67) besteht aus einer luftdicht abgesperrten Glocke A, in welche das Versuchsthier (kleiner Hund; auch Kaninchen oder Katze) gebracht wird. Die Glocke ist von einem Wasserkasten B umgeben, dessen Inhalt auf constanter Temperatur erhalten wird. Durch die Glocke gehen 4 Tubulaturen. Zwei dieser Röhren k und k_1 hängen durch lange Kautschukschläuche mit je einer doppelhalsigen Flasche c und c_1 zusammen,

Fig. 12.



Respirationsapparat von Regnault und Reiset.

deren unterer Hals durch einen starkwandigen Kautschukschlauch verbunden ist. Die Flaschen befinden sich in Holzrahmen als Führungen und diese hängen mittels eiserner Ketten an den Enden eines zweiarmigen Hebels, eines Balancier, der durch ein Räderwerk rhythmisch in Gang gehalten seine Arme abwechselnd nach oben und unten bewegt und ebenso abwechselnd bald die eine Flasche c bald die andere c_1 steigen resp. fallen lässt. Das Flaschenpaar ist zur Hälfte mit conc. Kalilauge gefüllt. Wird nun die eine Flasche (in Fig. 12, c) emporgehoben, so entleert sie sich und saugt infolge dessen aus der Glocke A Luft ein; wird dann im nächsten Momente Flasche c wieder gesenkt, so tritt die Kalilösung in sie ein, bindet die CO_2 der Luft zu Kaliumcarbonat und treibt die von CO_2 befreite Luft in die Glocke zurück, sodass das Versuchsthier ein um das Volumen der absorbirten CO_2 vermindertes Quantum reiner Luft zurückerhält. Das umgekehrte Spiel erfolgt gleichzeitig mit der Flasche c_1. Infolge dieser CO_2-Absorption wird nun die Luftspannung in der Glocke vermindert und zum Ersatz dafür dringt aus einem mit A verbundenen geaichten Gasometer N mittels des Rohres μ und der Flasche M Sauerstoff in die Glocke nach und zwar stets in dem Maasse, als dafür CO_2 absorbirt ist. Die Sauerstoffzufuhr ist so regulirt, dass sie unter dem Druck des Reservoirs PP_1 QQ_1, also stets unter einem geringen Ueberdruck erfolgt, sodass niemals atmosphärische Luft in den Apparat eindringen kann. Der Druck in der Glocke wird an einem mit ihr durch d e verbundenen Manometer a b c controlirt. Durch das Rohr g h endlich kann man Proben der in A enthaltenen Luft schöpfen. Der Apparat hat den Uebelstand, dass bei der grossen Zahl seiner Verbindungen es seine Schwierigkeit hat, ihn vollkommen dicht zu halten. Allein es ist doch in Anschlag zu bringen, dass infolge des in der Glocke A unterhaltenen geringen Ueberdruckes höchstens von der Glockenluft etwas nach Aussen dringen, niemals aber Aussenluft in die Glocke eindringen kann. Ein grösserer Uebelstand ist der, dass der Glokenraum schwer für grössere Thiere als kleine Hunde sich herrichten lässt. Endlich wird von der Exspirationsluft nur CO_2 fixirt, nicht aber die übrigen, zumeist von der Haut herrührenden, wohl aus flüchtigen Fettsäuren bestehenden gasigen Ausdünstungen, welche die Luft in einem abgeschlossenen Raume schnell stinkend machen und der Grund sind, weshalb Menschen und Thiere in schlecht ventilirten Räumen leicht Uebelkeit bekommen.

Der grosse Respirationsapparat von Pettenkofer (Fig. 13, S. 69) besteht aus einer so geräumigen Kammer A von Eisenblech, dass selbst grosse Thiere (Menschen, Pferde, Rinder) sich lange Zeit darin aufhalten können. Durch diese Kammer hindurch wird mit Hilfe einer mächtigen, von einer Dampfmaschine getriebenen Luftpumpe stetig ein Luftstrom, bis 75 Cubikmeter in der Stunde, hindurchgesogen. Von der aus der Kammer oben und unten durch ein Rohr E herausgesogenen und mit den Ausathmungsproducten beladenen Luft, welche in O (mit Wasser getränkte Bimsteinstücke) mit Wasserdampf gesättigt wird und deren Gesammtvolumen dann eine grosse Gasuhr B misst, wird durch eine Zweigleitung a mittels einer gleichfalls von der Dampfmaschine bedienten Pumpe e ein kleiner Antheil der Ausathmungsluft zunächst zu einem mit conc. Schwefelsäure gefüllten Kugelapparat, welcher den Gehalt an Wasserdampf zu bestimmen gestattet, während CO_2 an Barytwasser gebunden wird (Röhre k und l), und dann durch das Rohr b zu einer kleineren Gasuhr C getrieben, welche das Volumen dieses untersuchten Luftantheils misst. Die aus der Kammer herausgesogene Luft wird durch solche ersetzt, welche von aussen durch die Thür- und Fensterfugen

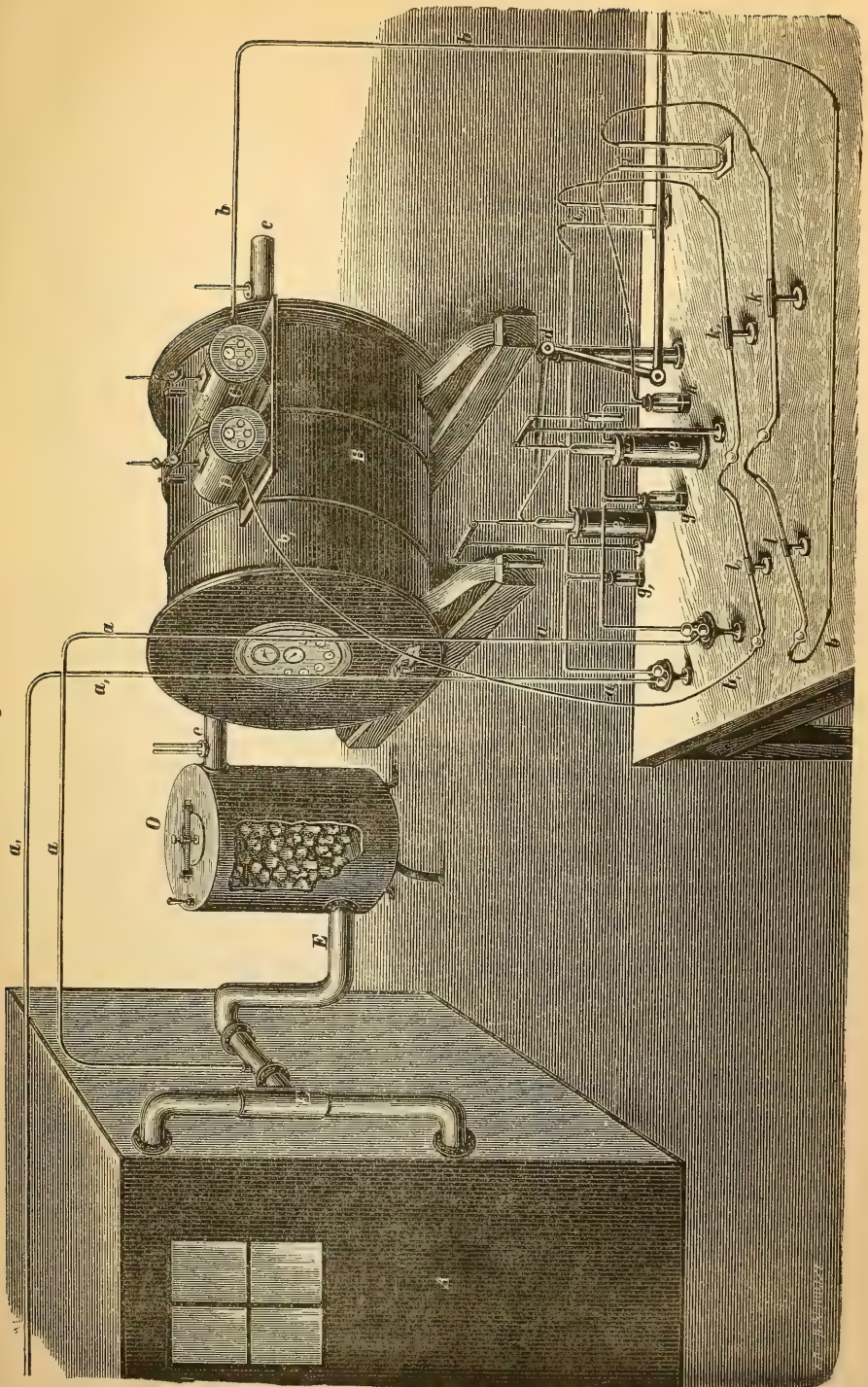


Fig. 13.

Respirationsapparat von Pettenkofer.

eindringt; auch von dieser Aussenluft wird durch eine Zweigleitung a_1 eine Probe mittels der Pumpe e_1 entnommen und genau so wie der durch a streichende Antheil der Kammerluft analysirt. Hat man nun so festgestellt, in welcher Weise die Ausathmungsluft gegen die äussere Luft quantitativ verändert ist, so kann man, da die Gesammtmenge der durch die Kammer durchgesogenen Luftmenge an der Gasuhr B und die Grösse des durch die Zweigleitung a durchgestrichenen und analysirten Luftvolumens an der Gasuhr C sich direct ablesen lässt, berechnen, welch' quantitative Gesammtveränderung die Luft während der Versuchsdauer durch das in der Kammer A athmende Thier erfahren hat. Diese Methode, so scharf sie an sich ist, leidet indess einmal an dem Mangel, dass die untersuchte Luftprobe einen nur kleinen Theil, etwa $^1/_{4000}$ der wirklich herausgesogenen Luftquantität ist, daher selbst die unvermeidlichen analytischen Fehler durch Multiplication mit 4000 zu erheblichen Werthen anschwellen. Zudem wird nur die Menge der ausgehauchten CO_2 und des Wasserdampfs bestimmt, der Sauerstoffgehalt, wie bei der organischen Analyse nur indirect, durch Differenzrechnung. Die Differenz zwischen dem Anfangsgewicht des Versuchsobjects plus allen direct bestimmten Einnahmen desselben, minus aller Ausgaben und des Endgewichtes, ergibt die Sauerstoffaufnahme; auf diese häufen sich somit alle Fehler.

Nach dem gleichen Princip wie der Pettenkofer'sche Apparat haben Henneberg und Stohmann für grössere landwirthschaftliche Nutzthiere Respirationsapparate angegeben. Für mittelgrosse Hunde und kleinere Thiere hat C. Voit den Pettenkofer'schen Apparat in compendiöser Form zweckmässig hergestellt.

Befindet sich das ganze Thier in einem Respirationsapparat, so erhält man in den Athmungsproducten die von den Lungen und der Haut (auch den Darmgasen) zusammen. Soll nur der Gaswechsel der Lungen untersucht werden, so nimmt das Versuchsindividuum eine luftdicht schliessende Gesichtsmaske vor Mund- und Nasenöffnung, und nur die Maske wird mit dem Apparat in Verbindung gesetzt (C. Ludwig hat eine ähnlich Schnauzkappe auch bei Hunden angewendet), oder man führt bei Thieren in die Luftröhre eine gablig sich spaltende Canüle, deren Schenkel jeder ein entgegengesetzt gestelltes, Müller'sches Ventil trägt (wie g und h, Fig. 13), so dass auf diesem Wege eine Sonderung des Ein- und Ausathmungsstromes erreicht wird.

Bei der Untersuchung der gasigen Gesammtausscheidungen hat sich auch ergeben, dass die Exspirationsluft Spuren von Ammoniak, ferner von Wasserstoff und Grubengas (CH_4) enthält, die letzteren besonders bei Herbivoren in nicht unbeträchtlicher Menge; höchst wahrscheinlich sind beide auf die per anum ausgestossenen Dickdarmgase zurückzuführen. Auf die Grösse des Gaswechsels werden wir später näher eingehen. Sowohl die O-Aufnahme als die CO_2-Ausfuhr schwanken unter verschiedenen Umständen innerhalb sehr weiter Grenzen: im Mittel scheidet der Mensch pro Tag nach Vierordt, Ranke, Panum u. A. zwischen 750 und 870 Grm. CO_2 aus. Nach Pettenkofer und Voit betragen die Schwankungen für die CO_2-Abgabe zwischen 700 und 1300 Grm., für die O-Aufnahme zwischen 600 und 1100 Grm. Regnault und Reiset haben auch eine Zunahme des gasförmigen Stickstoffs in der Gesammtausathmungsluft

gefunden, und zwar betrug diese Ausscheidung von gasförmigem N bei den Carnivoren einen nur geringen Werth, einen desto grösseren bei den Herbivoren. Indess scheint dies nur auf Verunreinigung ihres Sauerstoffes beruht zu haben, der nur sehr schwer absolut frei von Stickstoff zu erhalten ist, oder auf Diffusion von Stickstoff aus der Atmosphäre oder endlich auf per anum ausgestossene N-Gase. Nach den exacten Untersuchungen von H. Leo scheiden Kaninchen, welche zur Verhütung jeder N-Diffusion aus der Atmosphäre ganz in warmes Wasser versenkt wurden, durch die Lungen höchstens $^1/_3$—$^1/_2$ Mgrm. Stickstoff pro Kilo Thier und Stunde aus, aber selbst diesen kleinen Werth betrachtet Leo als noch zu hoch.

Nach Kenntniss der Veränderungen, welche die Ausathmungsluft gegenüber der Einathmungsluft darbietet, gilt es zu zeigen, wie diese Veränderungen zu Stande kommen. Und dies führt uns auf das Athemorgan der Thiere und die Verhältnisse des darin kreisenden Blutes. Um es gleich von vorn herein zu sagen: Das aus den Körperorganen nach dem Herzen zurückkehrende Venenblut gelangt, mit Kohlensäure, dem Stoffwechselproduct sämmtlicher Organe beladen und an Sauerstoff verarmt, zu den Lungen und tritt dort mit der an O reicheren und an CO_2 armen atmosphärischen Luft in Wechselwirkung, nimmt aus dieser O auf und gibt dafür an sie CO_2 ab, daher die Differenz der Ausathmungsluft in Bezug auf ihren CO_2- und O-Gehalt gegenüber der Einathmungsluft. Das Blut der (venöses Blut führenden) Lungenarterie sieht dunkelroth, carmoisinroth, in dünnen Schichten grün „dichroitisch“ aus, während das aus den Lungen zum linken Herzen zurückkehrende Blut hellroth, scharlachroth aussieht und noch in dünnster Schicht ein deutliches Roth mit einem Stich in's Gelb zeigt. Dass in der That die helle und dunkle Farbe, die arterielle resp. venöse Beschaffenheit des Blutes nur dem reichen resp. geringen O-Gehalt zuzuschreiben ist, lässt sich dadurch erweisen, dass man durch Einleiten von Sauerstoff oder durch Schütteln mit Luft das dunkle venöse Blut wieder hellroth, arteriell machen kann. Ferner ergibt auch die Untersuchung der Blutgase, mit denen wir uns noch zu beschäftigen haben werden, dass in der That das arterielle Blut mehr O und weniger CO_2 enthält als das venöse.

Wie erfolgt der Austausch zwischen dem venösen Blut und der Lungenluft?

Bau der Lungen. Die Lungen des Menschen und der Säugethiere sind nach dem Typus der acinösen Drüsen gebaut. Geht man von dem einfachsten Typus, der Amphibienlunge aus, so lassen sich diese auf Hohlsäcke zurückführen, welche an jedem der dichotomisch von der Trachea abgehenden Bronchien sitzen, wie beim Triton, oder auf solche Säcke, deren Innenwand eine Reihe in das Lumen hineinragender grösserer oder kleinerer Scheidewände trägt, die Lungenbläschen oder Alveolen, wie beim Frosch. Bei den Säugethieren verästeln sich die Bronchien ausserordentlich reich, zuletzt bis zu Bronchiolen von $^1/_{10}$ Mm. Durchmesser, und an jedem solchen Bronchialendästchen sitzt gewissermassen ein Analogon der Froschlunge, eine Bläschen- oder Alveolargruppe, ein säckchenartiges Gebilde, auch Infundibulum genannt, wie die Beere an ihrem Stiel. Der Innen-

hohlraum der Lungen ist durch diese Bläschenbildungen ausserordentlich vergrössert. Die Lungenbläschen, welche 0,1—0,15 Mm. messen, bestehen aus einer fast structurlosen Grundmembran, welche nach aussen reichlich mit elastischen Fasern und Netzen durchzogen ist. Nach innen, gegen den Hohlraum zu, liegt ihr das äusserst dichte, engmaschige Capillarnetz der Pulmonalarterie auf, dessen Lücken häufig enger sind als die Weite der Gefässe. Die Gefässschlingen haften nur mit einem kleinen Theil ihrer Wand der structurlosen Membran an, so dass sie mit dem grössten Theil ihrer Fläche frei in den Binnenraum hineinragen. Innen wird die Alveolenwand überzogen von einer Schicht platter, mit einer Membran, einem körnigen Inhalt und einem Kern versehener Epithelien, welche da, wo sie die Gefässschlingen überziehen, zu dünnen structurlosen Platten, Epithelschüppchen reducirt, gewissermassen durch den Druck des Blutes usurirt sind. Die einzelnen Bläschengruppen werden durch Bindegewebe, in welchem auch glatte Muskelfasern vorkommen, zu Läppchen oder Lobuli, diese wieder durch Bindegewebschichten zu Lappen oder Lobuli zusammengefasst. Das interlobuläre Bindegewebe ist besonders beim Rind und Schwein reichlich vorhanden, in ihm findet sich auch das bei erwachsenen Thieren nie fehlende schwärzliche Pigment. Letzteres ist nach dem Funde von L. Traube in der Lunge nicht präformirt, fehlt daher in den Lungen neugeborener Thiere und wird erst aus der mit Kohlenstaubtheilchen (Russ) beladenen Atmosphäre in die Lungen eingesogen. — Die Verzweigungen der Art. bronchialis versorgen die Wände der Bronchien; ihre Capillaren stehen an der Grenze der Alveolen mit denen der Art. pulmonalis in Verbindung. Demnach ist die Art. bronchialis als das ernährende, nutritive, die Art. pulmonalis als das functionelle Gefässgebiet anzusehen.

Die Luft in den Hohlräumen der einzelnen Infundibeln ist vom Blut getrennt einmal durch das Endothelialrohr der Capillargefässe (S. 40) und dann durch die zarten, dünnen Plattenepithelien, welche die Gefässwand nach dem Hohlraum der Alveolen zu überziehen. Es muss also der Gasaustausch zwischen Blut und Lungenluft durch jene hindurch erfolgen. Diese Wechselwirkung zweier oder mehrerer durch eine poröse Scheidewand getrennter Gase auf einander bezeichnet man als Aëro- oder Gasdiffusion.

Gesetze der Gasdiffusion. Da die Gase weder eine selbständige Form, wie die festen Körper, noch ein bestimmtes Volumen haben, wie die flüssigen Körper, vielmehr ihre Molecüle vermöge ihrer gegenseitigen Abstossung sich immer weiter von einander zu entfernen streben, so ist leicht zu verstehen, dass, wenn man zwischen zwei Gasmassen plötzlich eine Verbindung herstellt, beide einander durchdringen werden, so dass eine gleichförmige Mengung beider zu Stande kommt. Die Kraft, mit der sich die Gasmolecüle abstossen und vermöge deren sie nach allen Richtungen hin gleichförmig einen Druck ausüben, bezeichnet man als Spannung des Gases. Es liegt auf der Hand, dass dieser Druck um so grösser sein wird, je mehr Gasmolecüle in einem gegebenen Raum sich befinden, und daraus folgt, dass die Spannung eines Gases umgekehrt proportional dessen Volumen ist (Mariotte'sches Gesetz). Sind zwei Gase durch eine poröse Scheidewand getrennt, so findet die Diffusion beider gleichfalls statt, nur dass die Geschwindigkeit, mit der die Diffusion sich vollzieht, eine verschiedene sein wird, je nach dem spec. Gewicht der Gase; leichte Gase, wie Wasserstoff oder

Leuchtgas diffundiren viel schneller als Luft oder Chlorgas oder Kohlensäuregas. Die Anziehung zwischen Theilchen fester und gasförmiger Körper z. B. die von atmosphärischer Luft an der Oberfläche frei liegender fester Körper oder von CO_2 resp. NH_3 durch ausgeglühte Holzkohle bezeichnet man als Adsorption der Gase, die Anziehung zwischen Gasen und Flüssigkeiten als Absorption der Gase durch Flüssigkeiten. Lässt man zu Ammoniakgas über Quecksilber ein wenig Wasser aufsteigen, so wird das Gas vom Wasser so heftig absorbirt — 1 Vol. Wasser absorbirt 730 Vol. NH_3 — dass alsbald alles Gas verschwunden ist und infolge dessen die äussere Luft das Quecksilber in der Röhre in die Höhe treibt. Je höher die Temperatur der Flüssigkeit ist, desto weniger Gas absorbirt sie; beim Siedepunkt der Flüssigkeit ist ihre Absorption gleich Null, weil die Flüssigkeit sich selbst in Gas verwandelt. Die Absorptionsfähigkeit der verschiedenen Flüssigkeiten für dasselbe Gas, sowie die derselben Flüssigkeit für verschiedene Gase schwankt innerhalb der weitesten Grenzen. Als Absorptionscoefficient einer Flüssigkeit für ein Gas bezeichnet Bunsen diejenige Zahl, welche angibt, welches Volumen Gas (auf 0^0 und 760 Mm. Barometerdruck reducirt) von 1 Vol. Flüssigkeit aufgenommen wird. Es nimmt 1 Vol. destillirtes Wasser auf:

^{0}C.	N	O	CO_2	Luft
0	0,02	0,041	1,797	0,025
5	0,018	0,036	1,5	0,022
15	0,015	0,03	1,002	0,018
37	—	0,02	0,569	—

Das absorbirte Gasvolumen ist vom Druck unabhängig; es wird stets dasselbe Gasvolumen absorbirt, gleichviel welches der Druck ist. Da aber nach dem Mariotte'schen Gesetz die Dichtigkeit eines Gases proportional ist dem Druck, unter welchem das Gas steht, und das Gewicht gleich dem Product aus dem Volumen in die Dichte ist, so wird, obwohl das aufgenommene Volumen dasselbe bleibt, doch die Gewichtsmenge des absorbirten Gases mit dem Druck proportional steigen und fallen (Dalton-Henry'sches Gesetz). Es ergibt sich daraus die wichtige Folgerung, dass ein Gas als von einer Flüssigkeit physikalisch absorbirt (im Gegensatz zu: chemisch gebunden) zu betrachten ist, wenn es daraus in Gewichtsmengen frei wird, welche dem Sinken des Druckes proportional sind.

Wenn über einer tropfbaren Flüssigkeit zwei oder mehrere Gase gleichzeitig stehen, so erfolgt die Absorption proportional dem Druck, welchen jeder der Gemengtheile ausüben würde, wenn er sich allein in dem vom Gasgemenge erfüllten Raum befände, da nach dem Dalton'schen Gesetz ein Gas auf das andere keinen Druck ausübt, vielmehr ein mit einem Gase erfüllter Raum für ein zweites Gas als luftleerer Raum anzusehen ist. Dieser die Absorption der Gemengtheile bedingende Druck heisst nach Bunsen der Partiär- oder Partialdruck. Der Partialdruck jedes einzelnen Gases in einem Gasgemenge hängt von dem Volumen ab, welches das betreffende Gas im Gemenge einnimmt. Steht also die atmosphärische Luft unter einem Druck von 760 Mm. Hg, so würde, da die Luft aus 21 Volumproc. O und 79 Volumproc. N besteht, $0{,}21 \times 760 = 160$ Mm. Hg der Partialdruck sein, unter dem das Sauerstoffgas absorbirt wird, während die Absorption des Stickstoffs unter dem Druck $0{,}79 \times 760 = 600$ Mm. Hg vor sich gehen würde.

Steht über der ein Gas z. B. CO_2 absorbirt enthaltenden Flüssigkeit, sagen

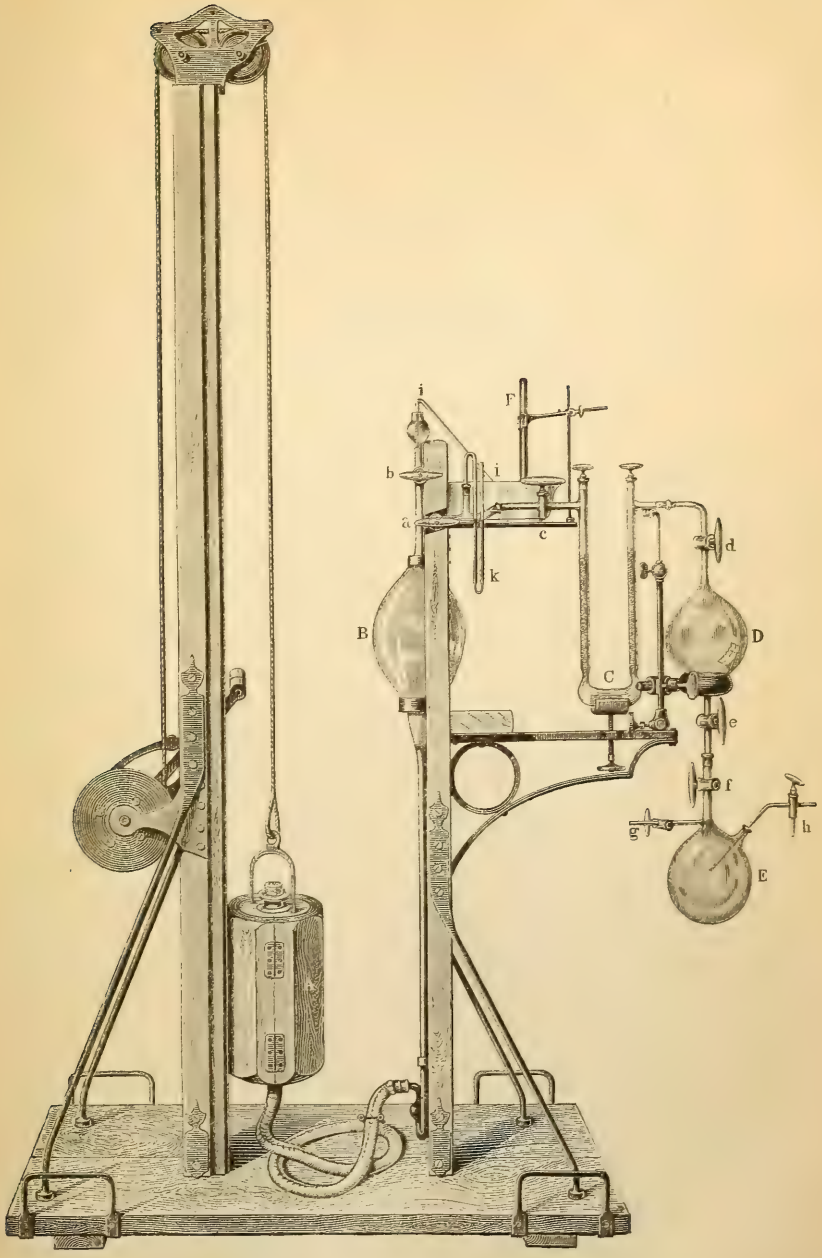
wir Wasser, ein anderes Gas z. B. atmosphärische Luft, so wird, da CO_2 in der Luft nur in Spuren vorhanden ist, also ihre Spannung gleich Null ist, so lange CO_2 aus der Flüssigkeit entweichen, bis die Spannungsdifferenz zwischen der CO_2 im Wasser und in dem darüber stehenden Luftraume sich ausgeglichen hat, bis also die in den Luftraum entwichene CO_2 eine gleiche Spannung mit der noch von der Flüssigkeit absorbirten erlangt. Unter Spannung einer gashaltigen Flüssigkeit versteht man den Partialdruck in Mm. Hg, welchen das betreffende Gas in der umgebenden Atmosphäre ausüben muss, wenn weder Aufnahme noch Abgabe von Gas seitens der Flüssigkeit stattfinden soll.

Aus Vorstehendem ergibt sich von selbst, wie man aus einer, Gase absorbirt enthaltenden Flüssigkeit die absorbirten Gase austreiben kann: einmal durch Erhitzen, dann durch Herabsetzung des Druckes, der auf der Flüssigkeit lastet, indem man das Gefäss, in welchem die Flüssigkeit sich befindet, in Verbindung bringt mit einem Raum, dessen Druck man durch Auspumpen beliebig erniedrigen kann, und endlich dadurch, dass man ein anderes Gas z. B. Wasserstoff hindurchtreibt und so den Partialdruck des absorbirten Gases herabsetzt.

Gewinnung der Gase aus dem Blute. Der Physiker Magnus zeigte zuerst (1836), dass im Vacuum der Luftpumpe aus dem Blute Gase entbunden werden: CO_2, O, N und zwar aus dem arteriellen Pferdeblut mehr O als aus dem venösen und umgekehrt aus dem letzteren mehr CO_2 als aus ersterem. Lothar Meyer stellte dann (1859) fest, dass der Sauerstoff nicht in, der Druckverminderung proportionalen Mengen entweicht; erst wenn der Druck auf $^1/_{30}$ herabgesetzt ist, wird aller O frei. Nach dem Vorgange von Hoppe-Seyler mit dem Torricelli'schen Vacuum wurden dann von C. Ludwig und dessen Schülern mittels der Quecksilberluftpumpe eine Reihe von Blutgasanalysen ausgeführt. Pflueger hat die Quecksilberluftpumpe noch dadurch wesentlich verbessert (Fig. 14), dass er alle Theile des Apparats, die mit dem Blut und dessen Gasen in Berührung kommen, aus Glas herstellte und das Vacuum B in Verbindung brachte mit einem Gefässe C, das mit conc. Schwefelsäure getränkte Bimsteinstücke enthaltend die aus dem Blute neben den Gasen entwickelten Wasserdämpfe fixirt. Es geschieht dies aus dem Grunde, weil eine Atmosphäre, die bereits Wasserdampf enthält, langsamer andere Gase in sich eintreten lässt, als ein Vacuum, welches noch keine Gase oder Dämpfe enthält. Da das Blut, sobald es aus der Ader gelassen ist, rapide seinen Gasgehalt ändert (S. 77), so wird in Pflueger's Gaspumpe das Blut aus der in die Ader eingefügten Canüle direct und frei von jeder Luftbeimengung mittels des Hahns h in den Recipienten E einfliessen gelassen, der zuvor durch Auspumpen luftleer gemacht ist. Wird dann, nachdem h geschlossen, E durch Oeffnen des Hahns e mit dem Vacuum von D und damit auch mit B in Verbindung gesetzt, so entweichen aus dem in E eingeschlossenen Blute die Gase in das Vacuum, werden in C ihres Wasserdampfes entledigt und gelangen in die Flasche B, aus der sie nach Schliessen von Hahn e und Oeffnen von Hahn b durch Erheben des Quecksilbergefässes A mittels des Gasentbindungsrohrs i in das in einer Quecksilberwanne G aufgestellte, mit Quecksilber gefüllte Eudiometerrohr F zum Zweck der Gasanalyse übergeführt werden.

Ueber die quantitativen Verhältnisse der Blutgase im Blute des Hundes ist Folgendes ermittelt worden: das arterielle Blut des Hundes gibt 18,4—22.6. im Mittel 20 Volumprocent (bei 0° und

Fig. 14.



Gaspumpe von Pflueger.

760 Mm. Hg-Druck) Sauerstoff an das Vacuum ab: das venöse Blut beträchtlich weniger, im Mittel 11,9 Volumprocent, doch kann in einzelnen Venengebieten der O-Gehalt weit unter 11 pCt. sinken; das Erstickungsblut führt kaum noch 1 pCt. O. Das arterielle Blut enthält im Mittel 34—40 Volumprocent CO_2, das venöse Blut ist reicher daran; sein Gehalt schwankt zwischen 43 und 48 Volumprocent; die höchsten Werthe, 50 Volumprocent und darüber finden sich im Erstickungsblut. Stickstoff ist im arteriellen und venösen Blut zu 1,8—2 Volumprocent enthalten. Da man die Blutgase sämmtlich beim Evacuiren erhält, so sollte man meinen, dass die Gase im Blut nur absorbirt wären; indessen liegen die Verhältnisse, wie die genauere Untersuchung lehrt, etwas verwickelter. Um nun zu übersehen, in welcher Form sich die Gase im Blut befinden, ob physikalisch absorbirt oder chemisch gebunden, müssen wir die Gase des Serum und des Gesammtblutes gesondert betrachten.

Dass der Sauerstoff im Blut nicht einfach absorbirt ist, geht einmal schon aus der von Lothar Meyer festgestellten Thatsache hervor, dass die aus dem Blut entweichenden O-Mengen durchaus nicht dem Dalton-Henry'schen Gesetze folgen d. h. dem Druck nicht proportional sind. Ferner haben Ludwig und W. Müller gefunden, dass, wenn man Thiere in einem abgeschlossenen Luftraum athmen lässt, sie den ganzen O des Athemraums bis zur Erstickung verbrauchen; würde O vom Blute nur absorbirt werden, so müsste mit dem Moment, wo der Partialdruck des O in der Athemluft gleich demjenigen im Blut geworden, kein O mehr von letzterem aufgenommen werden; es hätte also die O-Aufnahme aus der Athemluft schon eher sistiren und das Thier ersticken müssen zu einer Zeit, wo die Athemluft noch erhebliche O-Mengen enthielt. Weiter zeigt sich, dass das Blutplasma resp. -Serum nicht merklich stärker O absorbirt, als dies reines Wasser thut (S. 73); es könnte so das Blut bei 30° nur etwa 2 Volumprocent O enthalten. Ferner hat man beobachtet, dass entgastes Blut O ganz unabhängig vom Druck aufnimmt, und endlich, dass die vom Blut aufgenommenen O-Mengen fast genau mit denen übereinstimmen, welche der Blutkörperchenbrei (S. 8.) allein oder eine Lösung des in dem Blutquantum enthaltenen Haemoglobin aufzunehmen vermag. Auch sehen wir eine Haemoglobinlösung durch Einleiten bez. Entziehen von O dieselbe Farbenveränderung eingehen, wie sie das arterielle resp. venöse Blut zeigt. Es ist demnach der Sauerstoff chemisch gebunden und zwar an das Haemoglobin der rothen Blutkörperchen zu einer Oxyhaemoglobin genannten und durch ihre Krystallisationsfähigkeit (S. 16) ausgezeichneten Verbindung. Indess ist dies keine feste chemische Verbindung, vielmehr eine lockere Bindung, insofern sie schon zum Theil beim Trocknen der Krystalle über 0° und vollständig im Vacuum zerlegt wird. Bezüglich des Spectralverhaltens des sauerstoffhaltigen und sauerstofffreien, reducirten Haemoglobin sei auf das oben (S. 17) Angeführte verwiesen. Die wirkliche Aufnahme von O in's Blut ist stets dem Gehalt desselben an Haemoglobin proportional; nach den

Bestimmungen von Hoppe-Seyler, Hüfner und Bohr bindet 1 Grm. Haemoglobin 1,56 Ccm. O (bei 0 ° und 760 Mm. Hg-Druck), sodass bei einem Durchschnittsgehalt des Blutes von 14 pCt. Haemoglobin (S. 18), 21,8 Vol. O von 100 Th. Blut gebunden werden könnten. Es steht dies im besten Einklang damit, dass aus arteriellem Blut im Mittel 20 Volumprocent O factisch gewonnen worden sind. Das arterielle Blut ist nach Pflueger nur zu $^{9}/_{10}$, nach Hüfner zu $^{14}/_{15}$ mit O gesättigt. Durch ausgiebiges Schütteln mit Luft kann sein O-Gehalt noch um 1—2 pCt. gesteigert werden.

Kommt das Blut aus der Ader, so geht in ihm ein Process vor sich, welchen man „Zehrung" nennt d. h. Verzehrung des O. Direct in das Vacuum der Pflueger'schen Gaspumpe übergeleitet, gibt es eine erheblich grössere O-Menge ab, als wenn man es, namentlich bei Körpertemperatur (ca. 40 °), eine Zeit lang stehen lässt. Bleibt es längere Zeit stehen, so wird sein O total verzehrt, es tritt dann der Streifen des reducirten Haemoglobin auf. Es findet also im Blut selbst eine innere Oxydation statt.

Nicht ganz so sicher sind unsere Kenntnisse von dem Zustand, in welchem die Kohlensäure im Blut enthalten ist. So viel steht fest, dass fast die ganze CO_2-Menge, welche man aus dem Blut gewinnt, lediglich dem Plasma resp. Blutserum angehört, denn das Gesammtblut gibt nur wenig mehr CO_2 ab, als das Serum derselben Blutmenge. Entgast man das Blutserum im Vacuum, so erhält man den grössten Theil, etwa 30 Volumproc. CO_2 und nur ein kleiner Theil, nach Pflueger etwa 6 Volumproc., entbindet sich erst auf Zusatz einer organischen oder Mineralsäure. Diesen letzteren kleineren Antheil muss man daher als chemisch gebunden betrachten, etwa wie in den alkalisch reagirenden Carbonaten die Kohlensäure nur durch eine stärkere organische oder Mineralsäure ausgetrieben wird. In der That ist im Serum zu fast $^{1}/_{7}$ des Aschenrückstandes (S. 13) Natron enthalten und der grösste Theil desselben ist an CO_2 in Form von Natriumcarbonat gebunden. Diesen Theil erhält man nach dem Entgasen des Serum, wie gesagt, durch Zusatz einer Säure. Bringt man aber entgastes Serum mit gleichfalls entgastem Blutkörperchenbrei (S. 8) zusammen, so erhält man nun durch Auspumpen allein und ohne dass man Säure hinzuzufügen braucht, ebenfalls jene 6 Volumprocent CO_2, woraus hervorgeht, dass die Blutkörperchen die Rolle einer Säure vertreten; man spricht in diesem Sinne von der „Blutkörperchensäure" und nimmt an, dass beim Auspumpen sich aus einem Bestandtheil der Blutkörperchen, vermuthlich dem Haemoglobin durch Zersetzung eine Säure bildet, welche aus dem Natriumcarbonat des Serum CO_2 frei macht (bei der Zersetzung des Haemoglobin entstehen nach Hoppe-Seyler Säuren). In welcher Form befinden sich aber die übrigen 30 Volumproc. CO_2, welche man durch einfaches Entgasen des Serum erhält? Ein Theil davon ist wohl einfach vom Serum absorbirt; dieser Theil entweicht denn einigermassen proportional der Druckverminderung, und man würde ihn als rein physikalisch absorbirt betrachten, wenn nicht das Serum alkalisch

reagirte. Ein zweiter Theil der direct auspumpbaren CO_2 befindet sich in chemischer Bindung, wie schon daraus hervorgeht, dass Blutserum aus reiner CO_2 ausserordentlich viel mehr CO_2 aufnimmt, als dies reines Wasser thut. Dass aber anderseits diese chemische Bindung nur eine lockere ist, ergibt sich daraus, dass die in Rede stehende Verbindung durch Evacuiren zerlegt wird. Es steht fest, dass ein Theil dieser CO_2 an das im Serum vorhandene Natriumcarbonat Na_2CO_3 locker gebunden ist zu saurem kohlensauren Natron $NaHCO_3$; in der That besteht diese Verbindung nur bei einem gewissen Druck; bei Druckabnahme zerfällt sie zu Natriumcarbonat und CO_2, die frei wird. Ein anderer Theil dieser auspumpbaren CO_2 mag an Dinatriumphosphat Na_2HPO_4 locker chemisch gebunden sein, ein Salz, welches gleichfalls im Blutserum vorkommt und von dem Fernet gezeigt hat, dass es auf 1 Mol. Phosphorsäure 2 Mol. CO_2 bindet, indess kommt Natriumdiphosphat nur im Blut von Carni- und Omnivoren in einigermassen erheblicher Menge vor (S. 13), während bei Herbivoren, so im Rinds- und Kalbsblut fast nur Spuren enthalten sind, sodass eine irgend beträchtliche CO_2-Menge davon nicht gebunden sein kann. Es müssen daher noch weitere chemische Bindungsmittel für die CO_2 des Blutes vorhanden sein; ein Antheil der CO_2 ist mit den als schwache Säuren wirkenden Eiweissstoffen des Plasmas, den Globulinen (S. 12) verbunden.

Nach Zuntz binden auch die Blutkörperchen einen Theil der CO_2, denn das Gesammtblut vermag aus einem an CO_2 reichen Gasgemenge oder reiner CO_2 weit mehr CO_2 aufzunehmen, als das Serum derselben Blutmenge.

Der Stickstoff endlich, den das Blut zu 1,8—2 Volumproc. enthält, ist wohl nur einfach absorbirt, vermag doch selbst Wasser bis 2 Volumproc. Stickstoff zu absorbiren (S. 73).

Gasaustausch zwischen Lungenluft und Lungenblut. Die eingeathmete resp. Alveolenluft ist, wie erörtert (S. 72), durch zarte Epithelplatten und das Endothelialrohr der Lungencapillaren von dem in den letzteren kreisenden Blut getrennt. Durch diese dünnen porösen Membranen hindurch muss der Gasaustausch stattfinden, wodurch die Geschwindigkeit des Durchtrittes eine erhebliche Verzögerung wohl kaum erfährt. Da der Sauerstoff locker an das Haemoglobin gebunden ist, so haben die Gesetze der Diffusion auf seinen Durchtritt keinen oder nur einen untergeordneten Einfluss, insofern er, um zu den Blutkörperchen zu gelangen, zuvor das Plasma passirt haben muss, von dem er, den Absorptionscoefficienten des Plasma gleich dem des destillirten Wassers gesetzt, bei 35° zu etwa 2 Volumproc. absorbirt wird. Dem Plasma entziehen die Blutkörperchen des Lungenblutes, die eines Theils ihres O beraubt aus dem Körperkreislauf zurückgekehrt sind, sofort den O, sodass wieder neuer O aus der Lungenluft in das Plasma übertritt, dem der O abermals schleunigst von den Blutkörperchen entzogen wird u. s. f. Befände sich O nicht in chemischer, wenn auch lockerer Bindung, wäre er einfach absorbirt, so würde der O-Gehalt im Blut vom zeitlichen

barometrischen Druck abhängen; da dieser für dieselbe Höhe über dem Meeresspiegel um $^1/_{14}$ auf- und abschwankt, so müsste auch für den Fall einfacher Absorption seine Menge im Blute um $^1/_{14}$ schwanken, und dieses Steigen und Fallen könnte das Befinden der Thiere beeinflussen. Wenn wie in Bergwerken der Druck um $^1/_7$ steigt oder auf hohen Bergen, 5000 Mtr. über dem Meeresspiegel sogar bis fast auf die Hälfte sinkt, sodass im letzteren Falle das Blut nur die Hälfte seiner normalen O-Menge enthalten würde, so wären Störungen in den Verrichtungen des Thierkörpers unausbleiblich. Insbesondere würde auch letzteres für hochfliegende Vögel zutreffen, die sich in Luftregionen erheben, wo der Druck noch unter halbem Atmosphärendruck liegt. Und doch sehen wir sowohl in tiefen Bergwerken als auf dem Hochgebirge Menschen und Thiere, ebenso wie die Vögel in den Lüften sich zumeist wohl befinden, und dies hat eben darin seinen Grund, dass der O-Gehalt des Blutes der Thiere unabhängig ist von dem Factor, der auf den Gasgehalt der Flüssigkeit einen unmittelbaren Einfluss ausübt, nämlich von dem Partialdruck. Neuerdings hat Kempner nachgewiesen, dass, sobald der O-Gehalt der Athemluft nur um wenige Procente unter die Norm sinkt, auch der O-Verbrauch und die CO_2-Ausscheidung dadurch abnimmt, dass die Oxydationsprocesse im Körper herabgesetzt werden.

Ganz anders steht es mit dem Austausch der CO_2. Von der CO_2 haben wir gesehen, dass sie fast ausschliesslich im Blutplasma enthalten ist, nur zum kleineren Theil einfach absorbirt, zum grösseren Theil chemisch gebunden und zwar in einer mehr stabilen Verbindung mit dem freien Natron des Plasma zu Natriumcarbonat und in lockerer leicht zersetzbarer Bindung an letzteres zu saurem Natriumcarbonat (und an Natriumdiphosphat). In der atmosphärischen Luft ist CO_2 nur in Spuren enthalten, sie hat also so gut wie gar keine Spannung. Da aber nicht die ganze in der Lunge enthaltene Luft bei der Ausathmung ausgestossen wird, vielmehr, wie wir weiterhin des Genaueren kennen lernen werden, stets noch ein Theil von der an CO_2 reichen Ausathmungsluft in der Lunge zurückbleibt, so begreift es sich, dass, wenn auch die eingeathmete atmosphärische Luft fast von CO_2 frei ist, doch durch die Mischung derselben mit der in den Lungen zurückgebliebenen die Luft in den Alveolen zwar O-reicher und CO_2-ärmer werden, aber doch stets viel mehr CO_2 enthalten wird, als die atmosphärische Luft. Pflueger und Wolffberg haben den CO_2-Gehalt der Alveolenluft zu 3,5 Volumproc., also ihre Spannung zu (0,035 × 760 =) 27 Mm. Hg gefunden. Da nun die Spannung der CO_2 im Blute des rechten Herzens, also auch im Lungenblut nach Strassburg (5,4 pCt. =) 41 Mm. Hg beträgt, um 14 Mm. höher ist, so wird durch Diffusion so lange CO_2 aus dem Blut in die Alveolenluft übertreten, bis die Spannung der CO_2 in beiden gleich geworden ist. Doch bevor dieser Gleichgewichtszustand erreicht ist, beginnt die Ausathmung und befördert einen Theil der Luft aus den Alveolen heraus, sodass wiederum die Spannung der CO_2 hier geringer ist als im Blute, also auch während der Ausathmung und der darauf

folgenden Athempause. Und hierin ist der Vortheil begründet, den es für die Diffusion hat, dass durch die Ausathmung nicht die gesammte Luft aus den Lungen ausgetrieben wird. Denn machte die Ausathmung die Lunge luftfrei, so würde die Diffusion während der Ausathmung und der Athempause ganz sistiren müssen, und es würde die nur während der Einathmung ermöglichte Diffusion zu einer unvollständigen Abdunstung der überschüssigen CO_2 des Lungenblutes führen. Dadurch, dass stets Luft in der Lunge zurückbleibt, ist es ermöglicht, dass der Diffusionsstrom zwischen Lungenblut und Lungenluft stetig, nur mit Schwankungen hinsichtlich seiner Geschwindigkeit abläuft, und dies ist für die Entfernung der überschüssigen Kohlensäure des venösen Blutes in den Lungen möglichst vortheilhaft.

Gewebsathmung. So kommt es, dass das aus dem Körperkreislauf zurückgekehrte und in die Lungen getriebene dunkelkirschrothe venöse Blut durch Diffusion mit der Lungenluft hellroth, scharlachroth, arteriell aus den Lungen zum linken Herzen strömt, und diese dem Oxyhaemoglobin zu verdankende Farbe erhält sich auf dem ganzen Wege durch die Arterien bis in die Capillaren hinein, zum Beweis, dass innerhalb der Arterien bis zum Uebergang in die Capillaren nur ein ganz geringer Theil des Blutsauerstoffs verbraucht, an Sauerstoff begierig aufnehmende, sog. reducirende Stoffe abgegeben wird. Dagegen ist das aus den Capillaren in die Venenwurzeln übertretende Blut wieder dunkelkirschroth, venös. Hieraus ergibt sich, dass in der Bahn der Capillaren ein beträchtlicher Theil des Sauerstoffs verschwindet, und zwar wie aus später beizubringenden Gründen zu schliessen ist, aus dem Blut in die Gewebe und Organe übertritt, in denen er verzehrt, verbraucht und dafür CO_2 an das aus den Geweben abströmende Blut abgegeben wird. Es geht demnach in den Geweben der umgekehrte Process vor sich als in den Lungen: Es wird der Sauerstoff des Blutes zum Theil verbraucht, verzehrt. Wir wollen gleich vorwegnehmen, dass der dem Blut entzogene Sauerstoff zu den chemischen Processen, die in den Geweben ablaufen, verwendet wird und zwar zur Oxydation der organischen Atomcomplexe, welche die wesentlichsten Bestandtheile des Thierkörpers und der eingeführten Nahrungsmittel bilden. Das bei diesen Processen entstehende gasförmige Verbrennungsproduct CO_2 tritt in das aus den Organen abströmende Venenblut über aus demselben Grunde, aus welchem es aus dem Lungenblut in die Lungenluft übergeht, weil nämlich die CO_2-Spannung in den Geweben grösser ist als in dem sie durchsetzenden Blut. Nach Strassburg ist erstere = 58 Mm. Hg, letztere = 41 Mm. Hg. Den Vorgang der O-Aufnahme aus dem Blut und der CO_2-Abgabe an das Blut seitens der Gewebe bezeichnet man als Gewebsathmung oder innere Athmung. Der O-Verbrauch und die CO_2-Bildung in den Geweben variiren in ihrer In- und Extensität je nach den einzelnen Organen; beide sind am grössten in den Muskeln, demnächst in den grossen drüsigen Organen des Unterleibes. Wir werden hierauf später speciell einzugehen haben und zugleich auch sehen, dass diese in den

Geweben vor sich gehenden Oxydationen die Quelle der thierischen Wärme sind. Hoppe-Seyler und Pflueger haben die Lehre, dass der O-Verbrauch und die CO_2-Bildung hauptsächlich in den Geweben vor sich gehe, durch experimentelle Erfahrungen und scharfsinnige Deductionen gestützt, die wir bei der Frage nach den chemischen Processen im Thierkörper noch berühren werden. Es kann wohl die Frage nach dem Orte der Oxydationen als im Sinne der CO_2-Bildung in den Geweben entschieden erachtet werden. Dass daneben auch eine Oxydation im Blut stattfindet, wenngleich sie gegenüber der in den Geweben stattfindenden nur von geringem Umfang ist, soll in Anbetracht der schon erwähnten Erfahrung von der allmäligen Verzehrung des Blutsauerstoffs im Blut, das man bei höherer Temperatur sich selbst überlässt (S. 77), durchaus nicht geleugnet werden.

Aus den quantitativen Verhältnissen der Gase des arteriellen und venösen Blutes ergibt sich noch ein bemerkenswerther Schluss auf die quantitativen Differenzen des Gaswechsels bei den Carnivoren und Herbivoren. Wir geben die Analysen des arteriellen Blutes (A) und des venösen Blutes (V) vom Hunde nach Ludwig und Schoeffer und vom Schafe nach Preyer, als den Repräsentanten der Carni- und Herbivoren, und zwar in Volumprocenten, auf Atmosphärendruck berechnet:

	Hund.			Schaf		
	O	CO_2	N	O	CO_2	N
A	19,2	39,5	2,7	12,8	39,6	1,82
V	11,9	45,3	1,7	6,5	48,3	0,50
Δ	−7,3	+5,8	−1,0	−6,3	+8,7	−1,32

Zunächst zeigt es sich, dass der Ueberschuss von CO_2 im Venenblut nicht gleich ist dem Ueberschuss von O im Arterienblut. Wäre CO_2 die einzige Form, in welcher der eingeathmete O wieder aus dem Körper austritt, so müsste das Volumen des aus dem Arterienblut verschwundenen O dem der im Venenblut überschüssigen CO_2 gleich sein, da 1 Th. oder 2 Vol. CO_2 auch 2 Vol. O, also ein gleiches Vol. O enthalten. Bei Carnivoren wird fast ausnahmslos weniger CO_2 ausgeathmet als dem verschwundenen O entspricht. Es muss also ein Theil des O zu anderen Zwecken als zur Oxydation des Kohlenstoffs zu CO_2 verbraucht werden, wahrscheinlich, wie hier angedeutet werden mag, zur Oxydation von anderen Substanzen, wesentlich Wasserstoff. Bei Herbivoren dagegen erscheint häufig mehr CO_2 im venösen Blut, als das arterielle an O verarmt ist. Diesen an den Blutgasen gemachten Erfahrungen entspricht auch die Thatsache, dass bei Pflanzenfressern und bei vegetabilischer Nahrung durch die Gesammtathmung weit mehr O in Form von CO_2 ausgeschieden wird, als bei anima-

lischer (Fleisch-) Nahrung: bei Pflanzenfressern beträgt das Volumverhältniss der ausgeschiedenen CO_2 zu dem aufgenommenen O oder der Quotient $\frac{CO_2}{O}$, von Pflueger als „respiratorischer Quotient" bezeichnet, 0,9—1.0, bei Fleischfressern nur 0,75—0.8. Die Omnivoren stehen auch in dieser Hinsicht zwischen den Carni- und Herbivoren; so beträgt beim Menschen der respir. Quotient im Mittel 0,87, wird bei vorwiegender (kohlehydratreicher) Pflanzenkost grösser, bei vorwiegender Fleischkost kleiner. Bei hungernden Thieren, ob Carni-, Omni- oder Herbivoren, wird der respiratorische Quotient gleich (0,75) zum Beweise, dass bei hungernden Thieren die Oxydationen auf Kosten der Bestandtheile ihres Leibes selbst unterhalten werden.

Was die mittlere 24stündige Gesammtausscheidung an CO_2 und Gesammtaufnahme an O anlangt, so seien diese, so weit sie von Regnault und Reiset, Pettenkofer und Voit, Grouven und Henneberg, Pflueger u. A. festgestellt sind, für die Hauptvertreter der uns interessirenden Thierspecies angeführt.

	Körpergewicht in Kgrm.	O Grm.	CO_2 Grm.
Ochs	600	7950	10900
Pferd	450	6100	9560
Mensch	75	750	900
Schaf	70	820	1140
Hund	15	425	440
Katze	2,5	60	64
Kaninchen	2	45	57
Huhn	1	31	39
Frosch	0,03	0,067	0,05

Der Einfluss der Thierspecies auf die Intensität des Athmungsprocesses, gemessen durch die Grösse der CO_2-Ausscheidung und O-Aufnahme ist unverkennbar, wenn die obige Tabelle auf die Körpergewichtseinheit (1 Kgrm.) reducirt wird. Schon daraus erhellt, dass die Athmungsintensität nicht dem Körpergewicht parallel läuft.

Es nehmen auf pro Kgrm. Thier und 1 Stunde:

	O Grm.	$\frac{CO_2}{O}$
Katze	1,007	0,77
Hund	1,183	0,75
Kaninchen	0,918	0,92
Huhn	1,300	0,93
Kleine Singvögel	11,360	0,78
Frosch	0,084	0,63
Maikäfer	1,019	0,81

	O Grm.	$\frac{CO_2}{O}$
Mensch	0,417	0,87
Pferd	0,563	0,97
Ochs	0,552	0,9
Schaf	0,49	0,98

Kleinere Thiere haben also ceteris paribus eine grössere Athmungsintensität als grössere. Die stärkste Athmung zeigen die Vögel und zwar um so grösser, je kleiner sie selbst sind. Während die kleineren Singvögel die intensivste Athmung haben, in der gleichen Zeit fast 10mal so viel O verbrauchen, als z. B. Hühner, ist die Lebhaftigkeit der Athmung bei den Kaltblütern ausserordentlich gering. Nach Pettenkofer drückt 0,417 Grm. die Menge O aus, welche ein Mensch von 75 Kgrm. auf das Kgrm. pro Stunde verbraucht. Das O-Bedürfniss ist also für die verschiedenen Thiere ein verschiedenes, daher auch der verschiedene Erfolg, wenn man z. B. Warm- und Kaltblüter gleichzeitig in einen luftverdünnten Raum bringt, der im gleichen Vol. weniger O enthält als die Aussenluft. Während bei sehr geringem O-Gehalt ein Meerschweinchen binnen kurzer Zeit in Krämpfe verfällt und schnell zu Grunde geht, kann ein Frosch selbst in einem O-freien Raum viele Stunden am Leben bleiben.

Grösse der CO_2-Ausscheidung unter verschiedenen Bedingungen. Die ausgehauchte CO_2-Menge steigt mit dem Kohlenstoffreichthum der Nahrung: bei vegetabilischer Nahrung und bei Fettkost ist sie grösser als bei Fleischnahrung. Beim Hungern sinkt die ausgehauchte CO_2-Menge continuirlich herab, bis zu einem Minimum, auf dem sie sich dann längere Zeit constant erhält. Im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme steht es wohl, dass die CO_2-Ausscheidung eine tägliche Periode hat, in gleicher Weise wie die Pulsfrequenz: sie zeigt den niedrigsten Werth am Morgen, steigt des Vormittags über langsam an und erreicht nach der grossen Mittagsmahlzeit ihr Maximum, um dann gegen Abends wieder abzunehmen. Da indess auch beim Hungern eine ähnliche tägliche Periode beobachtet wird, so kann die Tagesschwankung von der Nahrungsaufnahme allein nicht abhängen.

Weiter zeigt die CO_2-Ausscheidung Abhängigkeit vom Alter, Geschlecht und der Constitution. Sie nimmt bei beiden Geschlechtern bis zur Zeit der Geschlechtsreife zu. Beim Weibe steht sie alsdann still, beim Manne wächst sie noch bis zum 30. Jahre; beim Weib ist sie während der Schwangerschaft stärker als sonst. Jenseits des 60. Lebensjahres nimmt die CO_2-Ausscheidung wieder ab.

Von dem grössten Einfluss auf die CO_2-Ausscheidung erweisen sich die **Muskelbewegungen.** Nach Lassaigne athmet ein ge-

sundes Pferd in 1 Stunde etwa 342 Grm. CO_2 aus, nach anhaltender Muskelbewegung (Arbeitsleistung) dagegen in der gleichen Zeit 745 Grm. CO_2, also mehr als das Doppelte. Nach Pettenkofer und Voit kann auch beim Menschen die Menge der exhalirten CO_2 infolge Muskelthätigkeit um 60 pCt. ansteigen.

Mit dem steigernden Einfluss der Muskelbewegung auf die CO_2-Ausscheidung hängt wohl unzweifelhaft zusammen, dass im Schlaf, wo bis auf das Herz und die Muskeln, welche die Athembewegungen unterhalten, alle übrigen Körpermuskeln ruhen, auch die CO_2-Menge erheblich abnimmt, und zwar um etwa 25 pCt. Zu der Ruhe des überwiegenden Theils der Körpermuskulatur im Schlaf kommt auch noch die Nahrungsabstinenz während des Schlafs hinzu, um die Grösse der CO_2-Ausscheidung herabzudrücken.

Der Einfluss der Aussentemperatur auf die CO_2 Ausscheidung macht sich nach Vierordt beim Menschen in der Weise geltend, dass der Verminderung der Lufttemperatur eine Vermehrung der ausgehauchten CO_2-Menge entspricht. Ludwig und Pflueger haben dann gezeigt, dass bei Thieren nur dann die CO_2-Ausscheidung ansteigt, wenn die Zunahme der Umgebungstemperatur zugleich eine Zunahme der Eigenwärme des Thieres zur Folge hat, und umgekehrt nur dann sinkt, wenn die kältere Umgebungstemperatur auch ein Absinken der Eigentemperatur des Thieres zur Folge hat.

Erhöhung des Luftdruckes. Athmen in comprimirter Luft bis zu $1^1/_2$ Athmosphärendruck bedingt nach Panum keinen wesentlichen Unterschied in der O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung.

Starke und plötzliche Erniedrigung des Luftdruckes (Athmen der Thiere unter der Glocke der evacuirenden Luftpumpe) führt zum Tode und zwar, wie Hoppe-Seyler gezeigt hat, dadurch, dass infolge der Verminderung des Atmosphärendruckes ein Theil der Blutgase frei wird und diese Gasblasen, da sie in den Lungencapillaren stecken bleiben, den Blutlauf durch die Lungen und somit den Gasaustausch zwischen Lungenblut und Lungenluft sistiren; daher gehen die Thiere unter den Zeichen der Erstickung zu Grunde. Aus dieser Erfahrung ergibt sich die praktische Regel, überall da, wo wie beim Brückenpfeiler- und Bergbau zeitweise in verdichteter Luft gearbeitet wird, den Uebergang letzterer zu atmosphärischer Luft langsam und allmälig vor sich gehen zu lassen.

Endlich soll auch das Licht von Einfluss auf die CO_2-Ausscheidung sein. Im Dunkeln exhaliren Frösche und Säugethiere weniger CO_2 als im Licht. Wahrscheinlich ist der Einfluss ein indirecter, dadurch bedingt, dass im Dunkeln die Thiere sich weniger bewegen und schlafsüchtiger werden als im Hellen.

Athmet man langsam und tief, so enthält das Volumen jeder einzelnen Ausathmung mehr CO_2 (bis zu 5.7 pCt.), als wenn man gewöhnlich athmet (im Mittel 4.34 pCt. CO_2), aber die Gesammtmenge von CO_2, welche in der Zeiteinheit ausgehaucht wird, ist kleiner als die bei gewöhnlicher Frequenz und Tiefe der Athmung ausgeschiedene Menge. Athmet man schnell, so enthält die Luft jeder einzelnen Ausathmung, weil der Austausch zwischen Lungenblut und Lungenluft nur kürzere Zeit stattgefunden, weniger CO_2, die Gesammt-

menge von CO_2 in der Zeiteinheit aber ist grösser, als bei gewöhnlicher Athmung, weil die relativen CO_2-Mengen der einzelnen Exspirationen nicht so stark abnehmen, als die Athmungsfrequenz zunimmt. Flaches, aber häufigeres Athmen gibt also geringeren procentarischen Gehalt des einzelnen Athemzuges an CO_2, dagegen grössere CO_2-Mengen in einer gegebenen Zeit. Athmet man immer tiefer, so kommt ein Punkt, wo es gleichgültig ist, wie lange man die Luft in den Lungen behält, wo also der Gehalt der Exspirationsluft an CO_2 gleich bleibt. Hält man die Luft 100 Secunden lang in der Lunge, so kann nach Vierordt und Becher der CO_2-Gehalt der Ausathmungsluft, also auch der Lungenluft bis auf 8 Volumproc. ansteigen, darüber hinaus nimmt der CO_2-Gehalt nur noch höchstens um $^1/_2$ pCt. zu. Beim Hund dagegen hat nach 3—4 Min. langer Absperrung die Luft in den Alveolen eines Lungenlappens nur 3,6 Volumproc. CO_2 (neben etwa gleichviel Sauerstoff). Athmete Becher ein und sofort wieder aus, sodass die Dauer des Athemzuges wenig mehr als 0 Sec. betrug, so fand er in der Exspirationsluft 3,6 pCt. CO_2, ein Beweis, in wie verschwindend kurzer Zeit 3 Volumprocent CO_2 in die Luft übertreten.

Theilte endlich Vierordt eine Exspiration in zwei, möglichst gleiche nach einander aufgefangene Portionen, so fand er in der ersten Hälfte 3,72, in der zweiten 5,44 Volumproc. Der Gehalt der gesammten einzelnen Athmung an CO_2 betrug 4,48 Volumproc., also annähernd genau das Mittel aus dem Gehalt beider Portionen.

Grösse des Sauerstoffbedürfnisses. Für den normalen Ablauf der physikalisch-chemischen Processe, deren Gesammtheit das Leben darstellt, ist der Sauerstoff der Atmosphäre unerlässlich, und zwar tritt er, unabhängig vom Partiärdruck der Luft, vermöge seiner chemischen Affinität zu dem Haemoglobin der rothen Blutkörperchen aus der Luft in das Blut ein. Der einzig hierbei variirende Factor ist die Grösse des Sauerstoffbedürfnisses. Im Allgemeinen begegneten wir bei den Kaltblütern dem niedrigsten, bei den Warmblütern einem ausserordentlich hohen Grad des Sauerstoffbedürfnisses, dem höchsten bei den kleinen Singvögeln (S. 82). Daher können Warmblüter die Absperrung der Luft nur ganz kurze Zeit ohne Schaden vertragen. Dauert die Absperrung einige Minuten, so gehen sie in der Regel unter Krämpfen zu Grunde, sie ersticken. Athmen Thiere eine Atmosphäre mit 50—70 pCt. Sauerstoff, so zeigt sich, wie dies Regnault und Reiset bereits festgestellt haben, keine wesentliche Aenderung der respiratorischen Verhältnisse; ungeachtet der gegenüber der atmosphärischen Luft $2^1/_2$—$3^1/_2$ mal so grossen O-Spannung wird in der Zeiteinheit nicht mehr O aufgenommen, als aus gewöhnlicher Luft, und ebenso bleibt die Grösse der CO_2-Ausscheidung unverändert. Diese Erfahrung liefert wohl den schärfsten Beweis dafür, dass die O-Aufnahme von dem Partiärdruck des O in der Athemluft unabhängig ist. Welches sind nun aber die Folgen der Herabsetzung des O-Gehaltes in der Athemluft? Der O-Gehalt kann bis auf $^2/_3$ sinken, sodass nur 14 Volumproc. O in der Luft enthalten sind, ohne dass

eine merkliche Schädigung zu beobachten wäre; sinkt der O-Gehalt aber noch mehr, bis 11 pCt., so treten beim Menschen bereits ernstliche Beschwerden auf. Athemnoth, Dyspnoe und bei einem O-Gehalt von 7 pCt. meist der Tod ein, wie dies die Erfahrungen des Aëronauten Tissandier lehren. Bei noch weiterer Abnahme des O-Gehaltes der Athemluft bis zu 3 Volumproc. tritt schnell, bei Kaninchen schon nach 20 Min., Erstickung, Suffocation ein.

Nach Paul Bert ist Sauerstoff von hoher Spannung allen Organismen, thierischen wie pflanzlichen, feindlich. Sobald der Sauerstoff eine Spannung von über 200 Ctm. Hg erreicht (in gewöhnlicher Luft beim Druck von 15 Atmosphären), gehen die Thiere unter Krämpfen zu Grunde.

Kann der Sauerstoff durch andere Gase vertreten oder ersetzt werden? Man hat in dieser Hinsicht eine grosse Reihe von Gasen geprüft, aber es hat sich als allgemeinen Schluss ergeben, dass kein anderes Gas den Sauerstoff zu substituiren fähig ist. Johannes Müller hat die Gasarten, welche ausser dem Sauerstoff unfähig sind das Leben zu unterhalten, in unschädliche oder indifferente und schädliche oder giftige Gase eingetheilt. Zu den indifferenten gehören Stickstoff und Wasserstoff. Diese können, vorausgesetzt, dass neben ihnen genügend Sauerstoff vorhanden ist, ohne Schaden geathmet werden; auch kann z. B. Wasserstoffgas das Stickstoffgas der atmosphärischen Luft ohne Nachtheil ersetzen. Dagegen gehen in reinem Wasserstoff- oder Stickstoffgas die Thiere aus Mangel an Sauerstoff unter Krämpfen zu Grunde.

Unter den schädlichen oder giftigen Gasen gibt es einige, welche vermöge ihrer chemischen Zusammensetzung so auf die Schleimhäute einwirken, dass Krampf der Stimmritzenverengerer (Mm. crico-arytaenoidei laterales, Mm. arytaenoidei proprii et M. thyreo-arytaenoideus) eintritt, infolge dessen sie nicht in die Lunge gelangen, sie sind also uneinathembar, irrespirabel, so Chlorgas, rauchende Salzsäure, schweflige Säure, salpetrige Säure, Ammoniak, Stickoxyd. Die übrigen schädlichen Gase sind athembar, respirabel; ihre Anwesenheit in der Athemluft verhindet ihre Aufnahme in die Lungen nicht, dagegen wirken sie in gewissen Mengen giftig, selbst wenn daneben reichlich Sauerstoff vorhanden ist; dahin gehören Kohlensäure, Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff, Stickoxydul (Phosphorwasserstoff, Arsenwasserstoff, Cyan).

Kohlensäure führt, wenn sie neben reichlichem Sauerstoff in der Athemluft enthalten ist, erst bei 30 Volumproc. zum Tode unter Erscheinungen, welche als Folgen einer deletären Einwirkung der Kohlensäure auf die nervösen Centralorgane zu deuten sind: Abnahme des Herzschlages und der Athemfrequenz bis zum schliesslichen Sistiren beider.

Wo aus dem Erdinnern die Kohlensäure langsam hervordringt, bildet sie vermöge ihrer Schwere (sie ist $1\frac{1}{2}$ mal so dicht als Luft) am Boden eine Schicht von einem bis einigen Fuss Höhe. Während Menschen ohne Gefahr darin

aufrecht gehen können, sterben Hunde, weil sie am Boden hinkriechend fast reine Kohlensäure einathmen (Hundsgrotte bei Neapel).

Das Kohlenoxyd CO, welches infolge unvollständiger Verbrennung der Kohle d. i. Verbrennung bei ungenügendem Luftzutritt entsteht und (neben Kohlensäure und Kohlenwasserstoffen) in dem sog. Kohlendunst, sowie in dem (aus Steinkohlentheer bereiteten) Leuchtgase sich findet, zeigt schon schädliche Wirkungen, wenn es nur zu $^1/_{1000}$ Theil in der Athemluft enthalten ist, bei grösserem CO-Gehalt (1 bis mehrere Volumproc.) werden die darin athmenden Thiere zunächst benommen, die Herz- und Respirationsthätigkeit wird schwächer, schliesslich sterben die Thiere. Die giftige Wirkung des CO ist dadurch bedingt, dass, wie Cl. Bernard gefunden hat, für jedes in das Blut eintretende CO-Volumen ein gleiches O-Volumen austritt. CO hat noch grössere Affinität zum Haemoglobin als O, treibt daher letzteren aus dem Oxyhaemoglobin Volum für Volum aus und bildet mit dem Haemoglobin eine ebenfalls lockere chemische Verbindung, Kohlenoxyd-Haemoglobin, die, wenn auch locker, doch fester ist als Oxyhaemoglobin. Infolge Ueberführung des letzteren in CO-Haemoglobin werden die Blutkörperchen unfähig, den Athemprocess zu unterhalten. Sobald zwei Drittel des Oxyhaemoglobin durch CO ersetzt sind, vermag dem O-Bedürfniss der Säugethiere nicht mehr Genüge zu geschehen, die Thiere sterben. Ist die Athem- und Herzthätigkeit noch nicht erloschen, so kann durch reichliche Zufuhr reiner atmosphärischer Luft oder von Sauerstoff das Kohlenoxydhaemoglobin allmälig wieder zerlegt, das Kohlenoxyd durch die Lunge ausgeschieden und der normale Zustand wiederhergestellt werden. Eine Oxydation von CO durch den frei hinzutretenden Luftsauerstoff zu CO_2 erfolgt nicht.

Mit CO imprägnirtes Blut ist hellroth, scharlachroth, ganz so wie arterielles, meist noch eine Nuance heller roth. Blutreiche Organe CO-vergifteter Thiere sehen daher hellroth aus und werden weder bei längerem Stehen noch selbst bei der Fäulniss dunkel, auch der Fäulniss widersteht CO-Haemoglobin. Mit CO gesättigtes Blut in hinreichender Verdünnung vor den Spalt des Spectroskops gebracht, zeigt wie das Oxyhaemoglobin beide Absorptionsbänder (S. 17), nur dass das erste (im gelben Theil des Spectrums nahe der D-Linie) dem zweiten (im Grün nahe der E-Linie) näher gerückt ist. Und diese Absorptionsbänder bleiben auch unverändert, wenn das Blut mit reducirenden Substanzen z. B. Schwefelammonium behandelt wird. Mit anderen Worten: CO-Haemoglobin kann im Gegensatz zum Oxyhaemoglobin nicht reducirt werden. Der spectroskopischen Untersuchung kommt daher für die Feststellung der CO-Vergiftung eine entscheidende Bedeutung zu.

Eine andere Probe für CO-Haemoglobin rührt von Hoppe-Seyler her. Während normales O-haltiges Blut bei Behandlung mit Kali- oder Natronlauge eine schwarzbraune bis schmutzig grüne Färbung annimmt, wird CO-haltiges Blut dadurch in eine zinnoberrothe Masse verwandelt.

Das Stickoxyd NO gehört zu den irrespirablen Gasen. Leitet

man es in Blut bezw. in eine Haemoglobinlösung ein, so verhält es sich nach L. Hermann analog dem Kohlenoxyd. Ebenso wie durch CO wird durch NO der Sauerstoff aus dem Oxyhaemoglobin Volum für Volum ausgetrieben, es entsteht so Stickoxydhaemoglobin. Seine spectroskopischen Eigenschaften sind dieselben wie die des Oxyhaemoglobin.

Das Stickoxydul N_2O verhält sich anders. Während es, rein eingeathmet, in kurzer Zeit Athemnoth und Erstickung herbeiführt, kann es in einer Mischung von 2 Th. N_2O auf 1 Th. O längere Zeit ohne Nachtheil geathmet werden und bewirkt dann einen rauschartigen Zustand (deshalb auch von Davy „Lustgas" genannt), dem eine leichte Narcose folgt.

Schwefelwasserstoff endlich wirkt, eingeathmet, dadurch ausserordentlich giftig, dass er mit dem Sauerstoff des Oxyhaemoglobin sich verbindet, wobei sich Wasser bildet und Schwefel frei wird ($O + H_2S = H_2O + S$). Das Blut verliert dadurch seinen Sauerstoff, es entsteht reducirtes Haemoglobin, nach Hoppe-Seyler Schwefelmethaemoglobin, dementsprechend sieht das Blut dunkelroth bis schmutziggrün aus und zeigt nur das einfache Absorptionsband des Haemoglobin. Schon bevor diese Blutveränderung eintritt, sterben Warmblüter infolge von Herzstillstand, Nach Thénard gehen Pferde zu Grunde, wenn die Athemluft in 1000 Th. 4 Th. Schwefelwasserstoff (also $^1/_{250}$) enthält.

Durch die ganze Thierreihe zieht sich gewissermassen als oberstes Gesetz, als ihre erste und nächste Existenzbedingung die Nothwendigkeit steten, freien Zutritts des Sauerstoffs der atmosphärischen Luft. Nur die niedersten Thiere unterhalten den Verkehr mit der Luft durch die ganze Leibessubstanz, so die Rhizopoden (Wurzelfüsser) und Infusorien. Bei allen übrigen Thieren finden sich besondere Organe, Athemorgane, welche den Verkehr mit der Luft vermitteln. Solche Organe finden sich in der Thierreihe aufsteigend in verschiedener Entwicklung. Bei den Strahlthieren und Räderthieren findet sich ein Wassergefässsystem; das Seewasser, welches Luft zu etwa $2^1/_4$ Volumproc. (S. 64, 73), also auch Sauerstoff absorbirt enthält, dringt durch präformirte Kanäle in das Körperinnere ein und tritt dort mit dem eigentlichen Gewebe in Diffusionsverkehr. Bei den Arthropoden oder Gliederthieren (Insecten und Spinnen) findet sich das Tracheensystem. Die an der Körperoberfläche frei in die sogen. Stigmata sich öffnenden, mit Luft gefüllten Tracheen, elastische Röhren, an deren innerer Oberfläche eine aus dem sehr widerstandsfähigen Chitin gebildete Spiralleiste entlang läuft, welche die Röhren gegen Druck von aussen offen hält, spalten sich, je tiefer sie eindringen, vielfach und verbreiten sich in den feinsten Verzweigungen; sie sollen nach Leydig in Ausläufer von Bindegewebskörperchen übergehen. Die atmosphärische Luft unterhält hier unmittelbar mit dem Gewebe den Verkehr ohne Dazwischentreten von Blut. Die Luft sucht, wie Cuvier sagt, direct die Gewebe auf. Bei den höheren Thieren: Reptilien, Amphibien, Fische, Vögel und

Säugethiere findet der Gaswechsel in besonderen Organen, Kiemen oder Lungen durch Vermittelung des Blutes statt. In den Kiemen der Fische haben wir gewissermassen eine nach aussen gestülpte Schleimhautoberfläche; eine jede Kiemenfalte entspricht einem Lungenlobulus, nur dass die freie Oberfläche nach aussen gestülpt ist und die Capillargefässe direct unter dem Epithel der Aussenfläche aufruhen. Beim Menschen und allen Säugethieren, bei den Vögeln, Amphibien, Reptilien und bei gewissen Spinnen (Lungenspinnen), kommen Lungen (S. 71) vor, deren zahlreiche Ausbuchtungen den Zweck haben, die Oberfläche und damit auch die der sich darauf verbreitenden Capillaren möglichst zu vergrössern. Die Amphibien und Reptilien besitzen im Larvenzustande Kiemen statt der Lungen.

Indess würde der einfache Diffusionsprocess, der Austausch zwischen der atmosphärischen Luft direct resp. der vom Wasser absorbirten Luft einerseits und dem Blute anderseits weder für das Athembedürfniss der Thiere ausreichen, noch würde ein stetiger Austausch zwischen äusserer Luft und Blut unterhalten werden können, wenn nicht für fortwährende Erneuerung der Luft, für Fortschaffung der verbrauchten und für Zufuhr neuer Luft gesorgt wäre. Auch die Grösse und der Umfang, in welchem diese Lufterneuerung, diese stetige Ventilation stattfindet, ist dem Athembedürfniss, dem Sauerstoffverbrauch der einzelnen Thierklassen angepasst. Bei den tracheenathmenden Thieren kommt der Luftwechsel dadurch zu Stande, dass bei den Contractionen der Körperwandungen die elastischen Tracheenröhren zusammengedrückt werden, ihren Inhalt zu einem mehr oder weniger grossen Theil ausstossen, um bei Nachlass des Druckes sich wieder auszudehnen und dabei neue Luft von aussen einzusaugen. Bei den Fischen wird die Erneuerung der Luft befördert einmal durch das Schwimmen gegen den Strom, wobei das nach aussen gelagerte Athemorgan stets mit neuen lufthaltigen Wasserschichten in Berührung kommt, ferner und hauptsächlich dadurch, dass die Fische das Wasser durch die Mundspalte einziehen und es dann durch die Kiemenspalte wieder ausstossen, sodass es an den Kiemenlappen vorbeistreichend in möglichst allseitige Berührung mit den oberflächlich verlaufenden Blutgefässen kommt. Bei den lungenathmenden Thieren endlich wird der stetige Luftwechsel dadurch herbeigeführt, dass ein aus Muskeln gebildeter Mechanismus Luft in das Athemorgan, in den Lungenhohlraum einsaugt und wieder austreibt und dieses Spiel sich alternirend und rhythmisch das ganze Leben des Thieres hindurch wiederholt. Diesen Ventilationsvorgang bezeichnet man als die „Mechanik der Athmung".

Unter den vicariirenden Athemorganen verdient die Darmathmung beim Schlammpeizger (Cobitis fossilis, eine Cyprinoide) Erwähnung. Dieses Thier schluckt Luft, deren Sauerstoff im Darm zu Kohlensäure umgesetzt wird, daher das in Blasen aus dem After entweichende Gas nach Baumert nur $^1/_2$ bis $^1/_3$ so viel Sauerstoff enthält als die verschluckte Luft.

Die Schwimmblase der Seefische, welche in grosse Tiefen herabstei-

gen, enthält nach Biot bis zu 70 Volumproc. reinen Sauerstoff, sodass ein glimmender Spahn sich darin entzündet. In der Tiefe von einigen Hundert Fuss enthält das Wasser nur noch wenig Luft absorbirt, und es ist höchst wahrscheinlich, dass in der Meerestiefe sich die Fische nur mit Hilfe ihres in der Schwimmblase enthaltenen Sauerstoffs am Leben erhalten, den sie gesammelt, während sie sich an der Oberfläche des Wassers befanden.

Mechanik der Athmung.

Die Mechanik der Athmung bei den Säugethieren lässt sich im Princip mit der eines Blasebalges vergleichen. Es wird der Hohlraum der Lungen abwechselnd vergrössert und verkleinert und damit atmosphärische Luft abwechselnd eingesogen und ausgestossen Da die Lungen sich nicht activ erweitern können, so erfolgt ihre Dehnung indirect durch Erweiterung des Thoraxraums. Die Erweiterung heisst Inspiration oder Einathmung, die Verengerung des Thoraxraums Exspiration oder Ausathmung; diese beiden Phasen wechseln in regelmässigen Intervallen, rhythmisch mit einander ab. Den einmaligen Ablauf beider Phasen, also eine Inspiration nebst der darauf folgenden Exspiration nennt man einen Athemzug.

Inspiration. Der von den Lungen ausgefüllte Hohlraum des Thorax hat meist die Form eines nach oben verjüngten abgestumpften Kegels. Die Erweiterung der Thoraxcapacität, die Formveränderung des Brustkastens erfolgt durch Muskelkräfte, und zwar hauptsächlich und beim ruhigen Athmen fast ausschliesslich durch das Zwerchfell. Dieses ist in Form eines Gewölbes beim Menschen schief von hinten und unten nach vorn und oben (bei den Vierfüsslern schief von hinten und oben nach unten und vorn, ganz besonders schräg von hinten und oben nach unten und vorn beim Pferd und Rind), zwischen Brust- und Bauchhöhle ausgespannt, hat eine asymmetrische Gestalt, seine rechte Hälfte steht wegen der darunter (resp. dahinter) liegenden Leber höher als die linke. Erfolgt nun die Zusammenziehung des Zwerchfells, so wird seine Wölbung abgeflacht, das Zwerchfell steigt nach unten (resp. hinten) und zwar am wenigsten sein sehniges Centrum, das beim Menschen nur um etwa 3 Ctm. heruntergeht. Das erschlaffte Zwerchfell schliesst sich glockenförmig an seine sehnige Mitte an, während das gespannte Zwerchfell sich in Gestalt eines stumpfen Hohlkegels an das sehnige Centrum anschliesst. Steigt nun das Zwerchfell bei der Einathmung herab, so übt es einen Druck auf die Contenta der Bauchhöhle, von denen die meisten, mit tropfbaren Flüssigkeiten getränkt, so gut wie incompressibel sind, abgesehen von dem Darm, dessen Gase zusammendrückbar sind; es pflanzt sich so der Druck auf die Bauchwandungen fort, indem das Zwerchfell die Baucheingeweide gleichsam als Stempel gegen die Bauchwandungen vortreibt. Da die Wirbelsäule so gut wie gar nicht, die Seitenwandungen der Bauchhöhle, überall da, wo sie wie beim Menschen, überhaupt bei den Omni- und Carnivoren kurz sind,

nur wenig ausweichen können, so wird die lange vordere (resp. untere) Bauchwand vom Schwertfortsatz des Brustbeins bis zur Symphyse vorgetrieben. Beim ruhig athmenden Mann sieht man daher nichts weiter als die Bauchwandung sich bewegen, und zwar wölbt sich die Oberbauchgegend bei der Inspiration nach vorn, um bei der Exspiration wieder zurückzuweichen. Bei allen Thieren mit langer Bauchhöhle und dem entsprechend langen Seitenwandungen, bei den meisten Herbivoren, so beim Pferd und Rind, sieht man die Hervorwölbung mehr an den seitlichen Partien der Bauchwandungen, an den Flanken. Diese ruhige Art des Athmens, „Eupnoe", heisst Abdominaltypus der Respiration im Gegensatz zu dem bei Frauen gewöhnlich vorkommenden Costaltypus, bei welchem die Hervorwölbung der Oberbauchgegend gering ist, vielmehr die Rippen, insbesondere die oberen sich bewegen und daher die Volumzunahme vorwiegend den oberen Theil des Thorax trifft (Wallen und Wogen des Busens). Hier kommen als Athemmuskeln die Mm. scaleni in Betracht, welche, indem sie an den beiden ersten Rippen einen Zug ausüben, an dem ganzen Umfang des Brustkorbes heben und eine Bewegung einleiten, infolge deren das Sternum in die Höhe bewegt und mit seinem unteren Theil aufgekippt wird. Als Rippenheber fungiren ferner die Mm. intercostales externi, welche beim Menschen von hinten und oben nach unten und vorn verlaufend nach der zuerst von Hamberger (1727) aufgestellten Theorie, im Verein mit dem zwischen den Rippenknorpeln ausgespannten Theil der Intercostales interni, den sog. Intercartilaginei, die unteren Rippen gegen die oberen heben.

Stellen sich der Erweiterung des Thorax Hindernisse entgegen oder erfolgt die Inspiration tief, so treten noch andere Mukeln in Action, welche vom Stamm zu den Rippen verlaufend bei ihrer Verkürzung die Rippen heben, die Mm. levatores costarum longi und breves und der Serratus posticus sup. Physiologisch beim Ausseratemsein oder pathologisch in Fällen starker Athemnoth, Dyspnoe, treten dann noch eine Reihe anderer Muskeln für die Inspiration in Thätigkeit, die sog. accessorischen Athemmuskeln, so der M. sternocleidomastoideus, welcher bei, infolge Steifung der Nackenmuskeln fixirtem Kopf das Schlüssel- und Brustbein und damit die oberen Rippen hebt, der M. cucullaris, welcher durch Erhebung des Schulterblattes den Thorax des Schultergewichtes entlastet, ferner der M. pectoralis minor (und major), welche bei aufgestützten Armen, Orthopnoe, und dadurch festgestellter Schulter den Thorax zu erweitern vermögen, endlich der M. serratus anticus major, welcher bei durch die Mm. rhomboidei festgestellten Schulterblättern die Rippen ein wenig hebt und so den Thorax erweitert.

Rippenbewegung. Infolge der Befestigung der Rippen mittels der Knorpeln an dem Brustbein und ihrer zwiefachen gelenkigen Einfügung an den Wirbelkörpern und an deren Querfortsätzen können die Rippen, welche allesammt von hinten nach vorn abwärts geneigt sind und zwar am stärksten die erste, am geringsten die zweite, die nächstfolgenden bis zur zwölften in allmälig wieder zunehmender

Stärke, einmal gehoben werden, wobei das vordere Ende derselben einen Bogen nach vorn und oben (resp. nach vorn) um das höher liegende hintere Ende beschreibt, also erhoben wird und zugleich sich in horizontaler Richtung von der Wirbelsäule entfernt, und ferner um ihre Längsaxe gedreht werden, wobei der untere (resp. hintere) Rand der Rippen und Rippenknorpel nach aussen und vorn (resp. unten) gewandt, aufgekippt wird. Beim Pferd werden die Rippen ein wenig nach vorn gezogen und der hintere Rand der Rippen etwas nach aussen gewendet; zugleich werden die 10 falschen Rippenpaare ein wenig gehoben und fast horizontal zur Wirbelsäule gestellt.

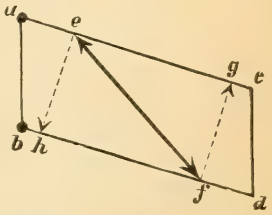
Ausser am Thorax und Abdomen treten noch anderwärts inspiratorische Bewegungen auf, welche gar keine Aenderung des Thoraxvolums bewirken und die deshalb begleitende oder concomitirende Athembewegungen heissen. Bei jeder Inspiration steigt der Kehlkopf infolge der Zusammenziehung der Mm. sternohyoidei und sternothyreoidei herab, und die Stimmritze, welche beim ruhigen Athmen mässig weit offen ist, wird beim energischem Einathmen durch die Mm. crico-arytaenoidei postici erweitert. Auch der weiche Gaumen wird bei jeder etwas tieferen Einathmung in die Höhe gezogen (M. levator veli palatini und azygos uvulae), und endlich werden bei Athemnoth auch die Nasenflügel erhoben (M. levator alae nasi), ein Vorgang, der bei manchen Thieren z. B. den Kaninchen schon in der Norm statthat. Beim ruhig athmenden Pferde erweitern sich die Nasenlöcher nur wenig, bei Athemnoth spielen die Nasenflügel mächtig. Die Erweiterung der Nasenlöcher und der Stimmritze erleichtert den Zutritt der Luft zu den Lungen.

Exspiration. Lässt der Druck des Zwerchfells, überhaupt die Zusammenziehung der Inspirationsmuskeln nach, so beginnt die Exspiration. Die ruhige Exspiration ist ein rein passiver Vorgang, geht ohne jede Muskelaction vor sich, indem Alles seinem Gleichgewicht zustrebt, der gehobene Thorax vermöge seiner Schwere herabsinkt, die torquirten Rippen und Rippenknorpel in ihre Gleichgewichtslage zurückkehren, die elastische Spannung der Bauchwandungen nachlässt, die comprimirten Darmgase sich wieder ausdehnen und das Zwerchfell in die Höhe treiben, endlich die durch die Inspiration ausgedehnten Lungen vermöge ihrer Elasticität (der Brustwand anhaftend) sich retrahiren. Auf letzteres Moment kommen wir noch zurück (S. 96). Stellen sich der Exspiration Widerstände entgegen, so treten zu deren Ueberwindung Muskelkräfte in's Spiel; auch werden diese für die energischen Ausathmungen, wie sie bei einer Anzahl Verrichtungen, so Sprechen, Rufen, Singen, Blasen erforderlich sind, fortwährend in Anspruch genommen. Solche Muskeln sind die Mm. intercostales int., serratus posticus inf., triangularis sterni, latissimus dorsi, welch' letzterer bei jedem Hustenstoss mitwirkt. Noch kräftigere Exspiratoren geben die Bauchmuskeln, die Mm. rectus, obliqui und transversus abdominis, sowie der Quadratus lumborum ab, indem sie bei ihrer Contraction die Baucheingeweide zusammendrücken und als Stempel gegen das Zwerchfell, das dadurch in die Höhe getrieben

wird, verwenden. Die Bauchmuskeln sind es auch, mit deren Hilfe das Sprechen, Rufen, Singen, Blasen etc. zu Stande kommt. Ausserdem sind sie bei der Action der Bauchpresse (prelum abdominale) ganz wesentlich betheiligt, indem die genannten Bauchmuskeln, welche sonst dem Zwerchfell entgegen wirken, also des letzteren Antagonisten sind, mit dem Zwerchfell vereint wirken, um die Contenta der Bauchhöhle: den Mastdarm, die Harnblase, die schwangere Gebärmutter zu entleeren. Bei der Exspiration wird die Capacität des Thoraxraums in allen drei Dimensionen vermindert.

Die inspiratorische Wirkung der Mm. intercostales externi hat Hamberger, wie folgt, bewiesen: Seien ac und bd zwei Rippen, a und b die Drehpunkte derselben an der Wirbelsäule, cd das Sternum, so dass abcd ein veränderliches Parallelogramm mit feststehender Seite ab darstellt, ferner ef die Richtung und der Zug des Intercost. ext., welcher auf ac nach abwärts, auf bd nach aufwärts wirkt und im Ruhezustande für den Punkt e und für f gleich ist. Von beiden schief wirkenden Kräften kommen nur die an den Rippen senkrecht angreifenden Componenten, also für ac die Kraft eh, für bd die Kraft fg in Betracht; beide, die aufwärts wirkende fg wie die abwärts wirkende eh sind an sich gleich; da aber fg an dem längeren Hebelarm bf, eh nur an dem kurzen Hebelarm ae angreift, so hat fg das Uebergewicht, bewegt die Rippe bd und damit auch ac aufwärts; Rippenhebung ist aber mit Inspiration identisch.

Fig. 15.



Für die in entgegengesetzter Richtung zwischen den Rippen ausgespannten Mm. intercostales interni ergibt eine analoge Betrachtung, dass sie die erhobenen Rippen herabziehen, also exspiratorisch wirken. Die zwischen den Rippen gelegenen Theile der Interni (die Intercartilaginei) sind dagegen Inspiratoren.

Innervation der Athemmuskeln:

Ruhige	Diaphragma	N. phrenicus. Plex. cervicalis
	Scaleni (nur beim Weib)	Rr. muscul. Pl. cerv. et brachialis
	Intercostales externi	Nn. intercostales
angestrengte Einathmung	Levatores costarum longi et breves	Rr. postici } Nn. dorsales
	Serratus posticus sup.	Nn. dorsal. scapul. Pl. brach.
	Sternocleidomastoideus	Rr. externi n. accessorii
	Cucullaris	Rr. muscul. Pl. cervic.
	Pectoralis minor	N. thoracic. ant. } Pl. brach.
	Rhomboidei et	N. thoracic. long. } Pl. brach.
	Serratus antic. maj.	Nn. intercostal. — Nn. dorsales
concomitirend	Sterno-hyoideus	Rr. descendens n. hypoglossi
	Sterno-thyreoideus	Rr. descendens n. hypoglossi
	Crico-arytaenoideus posticus	N. laryngeus inf. n. vagi
	Levator veli palatini	R. pharyngo-basilaris n. glosso-
	Azygos uvulae	R. pharyngo-basilaris n. glosso-pharyngei. — Fasern v. n. facialis
	Levator alae nasi	R. zygomaticus n. facialis.

angestrengte Ausathmung	Serratus postic. inf.	N. thoracic. dorsal. Pl. brach.
	Latissimus dorsi	
	Intercostales interni	Nn. intercostal. — Nn. dorsales
	Triangularis sterni	
	Rectus	Nn. muscul. abd. — Nn. dorsal. VIII—XII.
	Obliquus ext. / int.	
	Transversus	
	Quadratus lumborum.	Rr. muscul. Pl. lumbalis.

Durch die inspiratorische Abflachung des Zwerchfells, durch welche gewissermassen ein Theil des Bauchraums zu der Thoraxhöhle hinzukommt, wird letztere hauptsächlich im Längsdurchmesser von oben nach unten (resp. bei den Vierfüsslern in der Richtung vom Kopf- zum Schwanzende), in den unteren Partien im Tiefendurchmesser: in der Richtung von der Bauch- zur Rückenfläche und im Querdurchmesser von rechts nach links, ferner durch die Bewegungen der Rippen im Tiefen- und im Querdurchmesser erweitert. Diese Erweiterung ist am geringsten im oberen Theile des Brustkorbes und nimmt nach unten (resp. hinten) successive an Umfang zu. Die Grösse dieser Formveränderungen des Thorax ist einmal nach dem Modus, sodann nach der Tiefe der Athmung verschieden. Bei dem Abdominaltypus findet vornehmlich Zunahme des Längsdurchmessers statt, bei dem Costaltypus vornehmlich des Quer- und Tiefendurchmessers. Je tiefer die Athmung wird, desto mehr verwischen sich die Unterschiede des Typus, und es nimmt die Vergrösserung des Tiefen- und Querdurchmessers auf Kosten derjenigen des Längsdurchmessers zu. Die Grösse der Formveränderungen des Thorax hat man festzustellen gesucht durch Messung der Zunahme seines Umfanges und Tiefendurchmessers, sowie durch Bestimmung der ein- und ausgeathmeten Luftmenge. In der Höhe der Herzgrube fand Valentin den Thoraxumfang bei tiefster Inspiration um $^1/_{12}$—$^1/_7$, Sibson in der Höhe der Brustwarzen um $^1/_{10}$ vergrössert, hart unter der Achsel gemessen bei tiefster Inspiration um $^1/_{12}$. Die Zunahme des Tiefendurchmessers, die Entfernung des Brustbeins resp. der Linea alba des Bauches von der Wirbelsäule, auch als Sterno-vertebraler Durchmesser bezeichnet, fand Sibson beim ruhigen Einathmen, auf dem Brustbein gemessen, nur ganz unerheblich, auf der Mitte des Bauches gemessen, zu $^3/_4$ bis kaum 1 Ctm.; bei tiefer Inspiration betrug sie, auf dem Brustbein wie in der Linea alba gemessen, fast 3 Ctm. Beim Pferd bestimmte Colin die Zunahme des Längsdurchmessers der Brusthöhle beim ruhigen Athmen zu 10—12 Ctm., die des Querdurchmessers zwischen dem 11 oder 12. Rippenpaar zu 3 Ctm.

Die Grösse der ein- und ausgeathmeten Luftmenge ist zuerst von Hutchinson mittelst des Spirometers bestimmt worden. Das Spirometer, eine Art Gasometer, besteht aus einem unten offenen und durch über Rollen laufende Gewichte äquilibrirten Blechcylinder, der in einem grösseren, mit Wasser gefüllten, oben offenen

Cylinder schwimmt und mittelst einer Führung leicht beweglich ist. Der grössere Cylinder wird seiner ganzen Länge nach von einem Metallrohr durchsetzt, welches unten heraustretend in ein Mundstück von Glas oder Elfenbein endet. In dieses Mundstück athmet die Versuchsperson hinein und treibt so durch die ausgestossene Luft den inneren Cylinder in die Höhe; das Volumen der ausgeathmeten Luft lässt sich an einer neben der Führung angebrachten Scala direct ablesen. Mag man nun noch so tief ausathmen, als nur möglich, nie kann man die Lungen luftleer „atelectatisch" machen, immer bleibt noch eine gewisse Menge Luft in den Lungen, weil diese, wie wir sehen werden, stets über ihr natürliches Volumen ausgespannt erhalten werden. Diejenige Luftmenge, welche unter allen Umständen in den Lungen zurückbleibt und daher nur an der Leiche messbar ist, nennt man „die rückständige Luft" oder „Residualluft"; die mittlere Grösse derselben, etwa 1600 Ccm. (nach Gad sogar ca. 1900 Ccm.), misst also auch das Volumen des Lungenhohlraums. Hat man möglichst tief eingeathmet und athmet dann mit allen Kräften aus, so erhält man die Differenz zwischen dem grössten und kleinsten Lungenvolumen, und diese durch das Spirometer gemessen heisst nach Hutchinson „Vitalcapacität". Man versteht also darunter die grösste Menge Luft, welche nach tiefster Einathmung ausgestossen werden kann. Diese Athmungsgrösse, welche 3300—3700 Ccm. beträgt, ist bei Frauen geringer als bei Männern; ferner bei Individuen desselben Geschlechts einmal von der Körperlänge und dann von dem Brustumfang abhängig und zwar um so grösser, je grösser die Körperlänge und der Brustumfang, gemessen unter den Brustwarzen, ist. Weiter ist sie abhängig von dem Gesundheitszustand, der Ausdehnungsfähigkeit der Lungen, der Energie der Athemmuskeln, der Elasticität der Rippenknorpel u. s. w. Eine erhebliche Abweichung der Vitalcapacität vom Mittel weist auf einen pathologischen Zustand hin, sei dieser bedingt durch geringe Ausdehnbarkeit der Lungen oder durch geringere Energie der Athemmuskeln, oder endlich durch mangelnde Elasticität der Rippenknorpel, wie sie bei alten Leuten in Folge von Verknöcherung der Knorpel vorkommt. Beim ruhigen Athmen macht man nur von einem Bruchtheil, etwa $^1/_7$ seiner Vitalcapacität Gebrauch. Für gewöhnlich beträgt das Volumen der eingeathmeten Luft, „die Athmungsluft" nur etwa 500 Ccm. Ebenso lassen wir für gewöhnlich erheblich mehr Luft in den Lungen, als die eigentlich rückständige Luftmenge beträgt, indem bei ruhiger Respiration nur 500 Ccm, also ebenso viel wie eingeathmet, ausgehaucht werden. Die Differenz zwischen der beim ruhigen Ausathmen zurückbleibenden und der eigentlich rückständigen Luft nennt man die „vorräthige Luft" oder „Hilfsluft"; sie beträgt etwa 1600 Ccm., also ziemlich ebenso viel wie die eigentlich rückständige Luft. Diese Vorrathsluft kommt uns wesentlich zu Statten, wenn wie beim Sprechen, Singen etc. eine verstärkte Exspiration nothwendig wird. Diejenige Luftmenge endlich, welche man bei ruhiger Respiration weniger einathmet, als man einathmen könnte, wenn man die Inspiration auf's Aeusserste an-

strengte, heisst „Ergänzungs- oder Complementärluft“, sie beträgt auch etwa 1600 Ccm. Die Summe der Athmungsluft + der Hilfsluft + der Ergänzungsluft ergibt, wie leicht ersichtlich, die Vitalcapacität. Für die Thiere ist in dieser Hinsicht nichts Sicheres festgestellt; nach Franck's Schätzung mögen bei mittelgrossen Pferden die Lungen 15 Liter Luft enthalten.

Die Grösse der Lungenlüftung, von Rosenthal als „Athmungsgrösse“ bezeichnet, ergibt sich durch Multiplication der Athmungsluft mit der Zahl der Respirationen in der Minute. Dieselbe kann auch direct mittels des von Gad construirten Aëroplethysmographen bestimmt werden. Die Luftröhre des Versuchsthieres wird mit einem durch Wasser abgesperrten, beweglichen Luftraum verbunden, dessen durch die Ein- und Ausathmung bewirkte Bewegungen auf einen Fühlhebel übertragen werden, welcher dieselben in vergrössertem Massstabe aufzeichnet.

Formveränderungen und Bewegungen der Lungen. Die Lungen liegen innerhalb der Brusthöhle luftdicht den Brustwandungen an, sodass zwischen dem serösen Ueberzug des Zwerchfells und der Rippenwand (Pleura diaphragmatica und costalis) und demjenigen der Lungen selbst (Pleura pulmonalis) nur eine capillare Flüssigkeitsschicht vorhanden ist; an dem ganzen unteren Umfange des Thorax bis zu einer gewissen Höhe sind jene beiden in unmittelbarer Berührung, hinten in grösserer Ausdehnung als vorn. Die Lungen befinden sich selbst nach tiefster Exspiration in einem über ihr natürliches Volumen ausgedehnten Zustande, und zwar ist dies nicht nur im Leben, sondern auch noch an der Leiche der Fall, so lange die Brustwandungen unversehrt sind. Legt man eine penetrirende Brustwunde an, sodass Aussenluft zwischen Rippen- und Lungenpleura eindringt, so retrahiren sich die Lungen nach ihren Wurzeln hin gegen die Wirbelsäule, collabiren, werden luftleer, atelectatisch, wie dies beim Fötus, der noch nicht geathmet hat, der Fall ist, und stossen die in ihnen noch enthaltene „rückständige“ Luft aus, deren Volum nun bestimmt werden kann. Ungeachtet ihrer Elasticität können die Lungen sich nicht auf ihr natürliches Volumen retrahiren, weil der Druck der Luft, der auf ihrer Innenwand, dem Binnenraum der Alveolen, lastet und welcher dem Atmosphärendruck, etwa 760 Mm. Hg, gleich ist, um vieles grösser ist als die elastische Kraft, mit welcher sie sich von der Rippenwand abzulösen streben. Diese elastische Kraft, an der Leiche durch ein in die Trachea luftdicht eingesetztes Manometer gemessen, auf dessen Quecksilbersäule die bei Eröffnung des Pleuraraums von den sich retrahirenden Lungen ausgestossene Luft wirkt, beträgt nach Donders an der menschlichen Leiche 2—3 Mm. Hg, erreicht im lebenden Körper wahrscheinlich einen höheren Werth, 6—7,5 Mm. = $^1/_{100}$ Atmosphärendruck und wächst bis auf 30 Mm. Hg an, wenn die Lungen vor der Messung stark aufgeblasen waren. An der Leiche lassen sich durch Oeffnung der Brusthöhle die Lungen nicht vollständig atelectatisch machen wie am lebenden Thier. Es scheint dies darauf zu beruhen, dass die durch die sich retrahirenden elastischen Elemente der Lunge repräsentirte Kraft zur vollständigen Austreibung der rückstän-

digen Luft aus den Lungen nicht genügt, es vielmehr dazu noch einer nur bei dem lebenden Thier in Wirkung tretenden Hilfskraft, der Contraction der im interlobulären Bindegewebe verlaufenden glatten Muskelfasern (S. 72) bedarf. Daher ist die Kraft, mit der sich am lebenden Thier die Lungen retrahiren und die rückständige Luft austreiben, grösser als die der Leichenlunge. Dem gegenüber ist der Druck der Binnenluft in den Lungen, da diese mittels der Luftröhre und der Nasenrachenhöhle mit der Aussenluft communicirt, gleich dem Atmosphärendruck, also etwa 760 Mm. Hg. Wird der Thoraxraum bei der Inspiration erweitert, so müssen dieser Erweiterung die hermetisch eingefügten Lungen folgen. Indem sich so die Lungenbläschen, also auch die von ihnen umschlossenen kleinen Lufträume erweitern, sinkt die Spannung der Lungenluft. Es muss deshalb in die erweiterten Lungen so lange die atmosphärische Luft durch Nasenrachenhöhle und Luftröhre eindringen, bis der Druck der Lungenluft ebenso gross geworden, als der zeitige barometrische Druck der Atmosphäre. Bei der Inspiration saugen also die sich erweiternden Lungen Luft von aussen ein. Infolge dieser bedeutenden Dehnung der Lungen muss nun auch ihre elastische Spannung, welche der Volumszunahme Widerstand leistet, erheblich zunehmen, und so sehen wir hier eine beachtenswerthe Kraft aufgespeichert, welche mit dem Moment, wo die Wirkung der Inspirationsmuskeln nachlässt, zur Wirkung kommt, die Lungen retrahirt und so die Rückkehr der Brustwandungen und des Zwerchfells aus der Inspirationsstellung in die Exspirationsstellung, welche durch andere bereits genannte Momente bewirkt wird, unterstützt (S. 92). In dem Maasse als mit der Tiefe der Inspiration die Aufblähung der Lungen zunimmt, wächst ihre elastische Spannung und zwar bei einer gewöhnlichen Inspiration nur von 7 bis auf 9 Mm. Hg, bei möglichst tiefer Einathmung bis auf 30 Mm. Hg. Indem sich nun die Lungen bei der Exspiration auf ein kleineres Volumen retrahiren, wird die Luft in eine im Verhältniss zu ihrer Dichtigkeit vermehrte Spannung versetzt, und da die Lungenluft mittels Luftröhre und Nasenrachenhöhle mit der Atmosphäre communicirt, so dringt Luft aus den Lungen nach aussen, und zwar so lange, bis die Spannung der Lungenluft sich wieder mit der der Aussenluft in's Gleichgewicht gesetzt hat. So wird bei der Exspiration eine der exspiratorischen Verkleinerung des Lungenvolumens entsprechende Luftmenge ausgestossen.

Die Bewegung der Lungen lässt sich am lebenden Kaninchen nach gehöriger Freilegung der Rippenpleuren direct beobachten. Man sieht die rosenrothen Kaninchenlungen sich entsprechend der Formveränderung des Thorax auf- und abbewegen. Im Zustande der äussersten Exspiration liegt die Pleura diaphragmatica der Pleura costalis da, wo beide am unteren Umfang des Thorax aneinanderstossen, mit einem mehr oder weniger breiten Saum an, bei der Inspiration schieben sich die unteren Lungenränder zwischen beide Pleurablätter ein. Der untere Lungenrand reicht bei der Inspiration vorn bis zur 7. Rippe, also um einen Intercostalraum tiefer als bei der Exspiration und kann hinten sogar die 11. Rippe erreichen. Die

vorderen medialen Lungenränder nähern einander bei jeder Inspiration dermassen, dass sie bei tiefer Einathmung fast den ganzen Herzbeutel überdecken, während sie sich bei der Ausathmung wieder zurückziehen, sodass nun ein grösserer Theil des Herzbeutels der Brustwand direct anliegt. Sehr wenig beweglich sind die Lungenspitzen und unbeweglich die der Wirbelsäule anliegenden Lungenwurzeln. Beim Menschen und bei grösseren Thieren bis zum Hund hinunter kann man ohne Verletzung der Brustwand die Grenzen der Lungenausdehnung durch Beklopfen der Brustwand, durch die sog. Percussion feststellen. Die Resonanz, welche die Brustwand beim Anschlagen gibt, entscheidet darüber, ob Gase, Flüssigkeiten oder Körper von mehr weniger compacter Substanz unmittelbar darunter liegen. Es entsteht nämlich der laute Percussionsschall des Thorax wesentlich durch die Schwingungen der Luft in den Lungenalveolen, zum kleinen Theil durch die Schwingungen der Brustwand selbst. Da nun lufthaltige Körper einen lauten, Flüssigkeiten oder feste Körper einen gedämpften bis dumpfen Ton geben, so lässt sich durch die Percussion ermitteln, ob unter der betreffenden angeschlagenen Stelle der Brustwand lufthaltige Lunge oder ein solider Körper, wie das Herz liegt. Die Percussion lehrt nun, dass auch bei den übrigen Säugethieren in gleicher Weise wie beim Kaninchen die unteren Lungenränder bei jeder Inspiration herabsteigen und zwar hinten weit tiefer als vorn und dass die vorderen medialen Lungenränder sich über den Herzbeutel mehr oder weniger stark vorschieben.

Athmungsgeräusche. Legt man das Ohr an die Brustwand eines ruhig athmenden Menschen oder Thieres, so hört man ein leises schlürfendes Geräusch, ähnlich dem Geräusch, welches entsteht, wenn man bei verengter Mundspalte langsam Luft einzieht. Dieses Geräusch, bei Inspiration stärker und länger als während der Exspiration, entsteht durch die Reibung der einströmenden Luft an der Wand der Lungenbläschen, heisst daher auch vesiculäres Athmungsgeräusch. An der Wirbelsäule über den Lungenwurzeln sowie über der Luftröhre und dem Kehlkopf hört man ein hauchendes Geräusch, wie beim tonlosen Aussprechen von h oder ch. Dieses Geräusch verdankt seine Entstehung dem Einströmen und Blasen der Luft in den grossen Bronchien am Lungenhilus sowie in der Luftröhre und heisst bronchiales resp. tracheales Athmungsgeräusch.

Ueber die Druckverhältnisse bei der Athmung geben die Untersuchungen von Donders, Waldenburg a. A. Aufschluss. Bei der Inspiration muss nicht allein der mit der Tiefe der Einathmung zunehmende elastische Widerstand der Lungen überwunden werden, sondern auch die Schwere des ganzen Brustkastens, die Elasticität der torquirten Rippen etc. Zur Bestimmung dieser Kraft verbindet man am besten den einen Schenkel eines Quecksilbermanometers, das man deshalb auch Pneumatometer nennt, luftdicht mit einer oder beiden Nasenöffnungen und aspirirt das Quecksilber statt der Luft bei der Inspiration. Man findet dann für die möglichst tiefe Inspiration einen Einathmungsdruck von —30 bis —75 Mm. Hg, bei ge-

wöhnlicher ruhiger Athmung nur —3 Mm. Hg. Wird umgekehrt in das Manometer exspirirt, so erhält man den (positiven) Ausathmungsdruck, der besten Falls 80 bis 130 Mm. Hg beträgt. Diese Werthe stellen die Summe des von den sich retrahirenden Lungen und von den Exspirationsmuskeln ausgeübten Druckes vor. Bei ruhiger Ausathmung ist der Druck nur auf 2 Mm. Hg zu schätzen.

Rhythmus und Frequenz der Respirationen. Der Rhythmus der Athemzüge läuft so ab, dass an jede Inspiration sich die Exspiration unmittelbar anschliesst und dann eine Pause folgt, nach welcher sich das nämliche Spiel: Inspiration, Exspiration, Pause wiederholt. Bei ruhiger Athmung ist die Exspiration stets länger als die Inspiration; die zeitliche Dauer dieser verhält sich zu jener wie 5 : 6, doch kann unter gewissen Umständen, die wir später kennen lernen werden (Durchschneidung der Nn. vagi), das Verhältniss wie 5 : 2 werden, also die Inspiration $2^1/_2$ mal so lange dauern, als die Exspiration. Die Pause beträgt durchschnittlich den vierten Theil eines ganzen Athemzuges. Die Athembewegungen sind, wie vorläufig nur als Thatsache angeführt sein mag, theils dem Willen unterworfen, theils ihm entzogen. Wir können nach Belieben tief oder weniger tief, häufiger oder weniger häufig athmen, indess lassen sich dergleichen Kunststücke nur kurze Zeit fortsetzen. Die Zahl der Athemzüge, die Frequenz der Athmung variirt bei den verschiedenen Säugethieren; doch trifft wie bei der Frequenz des Herzschlages (S. 38) auch hier das Gesetz zu, dass je grösser das Thier, desto kleiner die Athemfrequenz desselben ist. Beim Pferd beträgt die Zahl der Athemzüge in der Minute 8—10, beim Rind 12—15, bei Schaf und Ziege 12 bis 20, beim Menschen 12—19, bei Hunden (je nach der Grösse) 28—15, bei der Katze 20—30, beim Kaninchen 50—60, bei Ratten und Meerschweinchen 100—150, endlich beim Walfisch 4—5. Die Herzfrequenz ist im Durchschnitt das $3^1/_2$—4 fache der Athemfrequenz. Dem allgemeinen Gesetze folgend, ist die Zahl der Athemzüge bei Kindern grösser als bei Erwachsenen, bei jungen Fohlen beträgt sie 10—13, beim Kalb 18—20 in der Minute. Der Einfluss des Alters, der sich zum Theil mit dem der Körpergrösse deckt, ist beim Menschen nach Quetelet folgender:

Beim Neugeborenen . . .	44	Athemzüge,
Um das 6. Lebensjahr . .	26	»
Zwischen 15. und 25. Jahr	20—18	»
» 25. » 30. »	16	»
Um das 40. Jahr . . .	17	»

Im höheren Alter steigt die Athemfrequenz noch etwas an. Sehr wesentlich wird die Athemfrequenz von der Körperstellung beeinflusst: am niedrigsten im Liegen, steigt sie im Sitzen, noch mehr beim Stehen an. Angestrengte Muskelthätigkeit: schwere körperliche Arbeit, Lauten, Springen etc. beschleunigen die Athemfrequenz ausserordentlich. So steigt die Zahl der Athemzüge des Pferdes beim Trab bis auf 50, beim Galop sogar auf 60, ebenso beim schnell laufenden Menschen auf das 3—4 fache der Norm. Wie die Herzfrequenz und die Menge der

ausgeathmeten Kohlensäure, zeigt auch die Athemfrequenz eine tägliche periodische Schwankung; am geringsten ist sie des Morgens, erreicht nach der Mittagsmahlzeit ihr Maximum und sinkt des Abends wieder ab.

Einfluss der Athmung auf den Kreislauf. Donders hat zuerst mit Schärfe entwickelt, dass die elastische Kraft, mit welcher die innerhalb der Brusthöhle ständig ausgedehnten Lungen, sobald sie freigelegt werden, zu ihrem natürlichen Volumen zurückzukehren streben, bei geschlossenem Thorax an dessen Wandungen und Hohlorganen einen ihr äquivalenten Zug ausüben müssen. Die Luftfläche der Lungen ausgenommen, steht daher der Gesammtinhalt der Brusthöhle: Pleuraraum, Mediastinum und die in beiden verlaufenden Gefässe unter dem Atmosphärendruck, vermindert um diejenige Druckgrösse, welche der elastischen Spannung der Lungen entspricht. Jakobson und Adamkiewicz haben diesen intrathoracalen Druck bei Schafen, Hunden und Kaninchen zu —3 bis —5 Mm. Hg gefunden. Die Grösse dieses Zuges wächst mit dem Grade der Aufblähung der Lungen; im Zustande der tiefsten Exspiration, wenn die Lungen sich ihrem natürlichen Volumen so weit als überhaupt möglich genähert haben, erreicht dieser Zug oder negative Druck sein Minimum, im Zustand der tiefsten Inspiration erreicht er sein Maximum, so beim Kaninchen nach Rosenthal —20 Mm. Hg. Bei ruhiger Inspiration beträgt der Einathmungszug —3 Mm. Hg, also der Druck der Lungenluft, den zeitigen barometrischen Druck zu 760 Mm. angenommen, 760 — 3 = 757 Mm. Hg, hiervon ist ferner in Abzug zu bringen der elastische Zug der inspiratorisch gedehnten Lungen = 9 Mm. Hg (S. 97), somit beträgt der auf den Organen der Brusthöhle lastende Druck nur 748 Mm. Hg. Bei ruhiger Exspiration ist, da der Exspirationsdruck 2 Mm. Hg entspricht, der Druck der Lungenluft 760 + 2 = 762 Mm. Hg, der elastische Zug der Lungen 6 Mm. Hg, also lastet während ruhiger Exspiration auf den Organen der Brusthöhle ein Druck von 762 — 6 = 756 Mm. Hg. Folglich stehen bei ruhiger Athmung sowohl während In- wie Exspiration die im Thorax gelegenen Blutgefässe unter einem Druck, der kleiner ist, als der auf den Blutgefässen ausserhalb des Thorax lastende. Es muss daher ein Ansaugen, eine Aspiration des Blutes aus den extrathoracischen Blutgefässen stattfinden. Diese Aspiration ist für die Blutbewegung durch die Leber (vergl. Fig. 4, S. 25, 26) von besonderer Bedeutung. Die aus den Capillaren des Magens, der Milz und des Darmrohrs hervorgehenden Vv. gastricae, linealis und meseraicae sammeln sich zum Pfortaderstamm, und dieser geht in der Leber von Neuem in ein Capillarsystem über, aus dem die Vv. hepaticae entstehen, welche in die V. cava inferior einmünden. Es wird daher in der Leber nur eine langsame Blutbewegung erfolgen können. Bei der Inspiration wird einmal das Blut der V. cava inf. und somit auch das der Lebervenen angesogen, zugleich aber auch seitens des herabsteigenden Zwerchfells und der sich spannenden Bauchwände der Druck

auf die Aussenfläche der Leber zunehmen; beide Momente, die Aspiration des Lebervenenblutes und die Compression der Leber müssen die träge Blutbewegung durch die Leber zweckmässig befördern.

Unter diesem negativen Druck steht auch der Milchbrustgang; infolge dessen wird, wie uns später noch beschäftigen wird, die Lymphe vom Darm und den Extremitäten nach dem Milchbrustgang hin angesogen. Ebenso wird der negative Druck innerhalb der Brusthöhle, indem er die Wandungen der Herzhöhlen von einander zu entfernen strebt, die diastolische Füllung der Herzhöhlen fördern. Es werden somit bei ruhiger Athmung Blut und Lymphe dauernd aspirirt mit einer Kraft, welche während der Inspiration ihr Maximum, während der Exspiration ihr Minimum erreicht. Diese Aspiration würde, so sehr sie die centripetale Blutbewegung in den Venen fördert, die centrifugale Strömung in den Arterien eher stören, indessen kommt die geringe Aspirationskraft bei der Steifigkeit der Arterienwandungen als hemmendes Moment nur wenig in Betracht. Nichts desto weniger machen sich auch bei ruhiger Athmung diese durch die Athmung bedingten Modificationen der Blutströmung in den Arterien in Bezug auf den Blutdruck geltend. Da die durch die Exspiration gesetzte Steigerung des intrathoracischen Druckes verminderte Blutzufuhr, umgekehrt bei der Inspiration die Erniedrigung jenes Druckes vermehrte Zufuhr zu beiden Herzhälften zur Folge hat, so steigt auch bei der Inspiration der arterielle Blutdruck an und sinkt bei der Exspiration ab. Dem entsprechend zeigen sich in der vom Kymographion verzeichneten Curve des Blutdruckes (s. Fig. 10, S. 56) Erhebungen entsprechend den Inspirationen und Senkungen entsprechend den Exspirationen; es sind dies die sog. Athmungsschwankungen des Blutdruckes.

Anders liegen die Verhältnisse bei angestrengter tiefer Athmung. Hier wird die aspiratorische Kraft um so grösser, je tiefer die Inspirationen sind, indem sowohl der negative Einathmungsdruck als der elastische Zug der Lungen wächst, somit der auf den intrathoracischen Gefässen lastende Druck noch niedriger wird als bei ruhiger, gewöhnlicher Einathmung. Bei energischer Exspiration dagegen, wo der Ausathmungsdruck bis 130 Mm. Hg den Atmosphärendruck überbieten kann, während die elastische Spannung der Lungen ihren Minimalwerth, — 6 Mm. Hg erreicht, somit auf dem Herzen und den intrathoracischen Gefässen ein Druck von $760 + 130 - 6 = 884$ Mm. Hg lastet, der also erheblich grösser ist als der Atmosphärendruck, muss das Einströmen von Blut aus den extrathoracischen Gefässen in's Herz erheblich erschwert sein. An den am Hals oberflächlich gelegenen Venen sieht man daher auch bei energischen Exspirationen einen mit letzteren synchronen Puls, den Pulsus venosus, indem infolge der bei energischer Ausathmung gehemmten Entleerung des Blutes der Halsvenen diese zur Zeit der Exspiration anschwellen, sich dafür aber bei den darauf folgenden tiefen Inspirationen vollständig entleeren. Ist daher die Exspiration erschwert, sei es physiologisch beim Ausserathemsein oder beim Blasen, Singen, bei Action der Bauchpresse oder pathologisch bei Verengerung der Luftwege u. A., so kommt es leicht zu Stauung der Blutbewegung in den Venen und infolge davon zuweilen zu Gefässzerreissungen.

Mit der Aspiration des Blutes seitens des Thorax hängt die zu-

weilen bei Operationen am Halse gemachte Erfahrung zusammen, dass beim Anschneiden eines Venenstammes z. B. der V. jugularis ext. oder axillaris, zumal wenn diese durch die mit ihrer Scheide verbundenen Fascien gespannt erhalten werden, mitunter Luft eindringt, die aus dem rechten Herzen in die Lungenarterie eingetrieben, durch Verstopfung der Lungencapillaren zuweilen fast momentan zum Tode führt.

Endlich begünstigt die Aspiration der Lungen ebenfalls den kleinen Kreislauf. Auch hier wird die Strömung in den Lungenvenen mehr befördert als die in der verhältnissmässig starren Pulmonalarterie gestört. Zudem wird, worauf Donders aufmerksam macht, das Abfliessen des Blutes aus den Capillaren nach den Lungenvenen noch dadurch unterstützt, dass erstere im Binnenraum der Alveolen sich verbreitend (S. 72) unter dem Druck der Lungenluft, also unter höherem Druck als das Blut in den Lungenvenen stehen.

4. Die Verdauung.

Bei der Lehre von der Athmung haben wir gesehen, dass das Blut im kleinen Kreislauf zwar Sauerstoff aus der atmosphärischen Luft aufnimmt, dafür aber Kohlensäure abgibt und dass ausserdem von der Lungenoberfläche eine reichliche Menge Wasser nach aussen abdunstet. Selbst wenn nur diese Ausscheidungen beständen — und wir werden weiterhin sehen, dass auch noch von anderen Stellen des Thierkörpers reichlich Stoffe nach aussen eliminirt werden — würde infolge jener Ausgaben der Organismus an Kohlenstoff und Wasser verarmen. Das Bedürfniss nach stofflichem Ersatz für diese Verluste an Wasser und festen Stoffen wird mittels eines fein abgestimmten nervösen Mechanismus, durch das Auftreten des Hunger- und Durstgefühls den Thieren subjectiv wahrnehmbar. Der Substanzverlust, den der Körper durch jene Ausgaben erleidet, macht sich schon im Groben durch die Abnahme des Körpergewichtes bemerklich. Es muss daher für diese Ausgaben ein Ersatz geboten werden, es muss für die verbrauchten und aus dem Körper ausgeführten Stoffe, soll der Organismus auf seinem stofflichen Bestande bleiben, Ersatzmaterial von aussen eingeführt werden. Dem entspricht auch die uralte Erfahrung, dass Thiere, denen kein stofflicher Ersatz von aussen zugeführt wird, die man hungern lässt, ausnahmslos nach einiger Zeit zu Grunde gehen. Chossat (1843), dem wir ausgedehnte Versuche über den Hungerzustand, die Inanition verdanken, hat ermittelt, dass im Allgemeinen die Thiere sterben, wenn infolge der Ausgaben, die der Organismus erleidet, ihr Körpergewicht auf etwa $^3/_5$ gesunken ist; aber die Zeitdauer, innerhalb deren diese untere Grenze erreicht wird, ist bei Säugethieren, Vögeln und Kaltblütern verschieden, bei letzteren am grössten. Schlangen können ein halbes Jahr, Frösche ein ganzes Jahr hungern. Hunde sollen bis zu 4 Wochen, Pferde, Katzen und Menschen bei grösster Körperruhe etwa 3 Wochen ohne Speise und Trank leben können. Bemerkenswerth ist es, dass die kleinen

Säugethiere, so Meerschweinchen und Ratten die Inanition nur wenige (3—9) Tage überleben; etwas grössere Thiere wie Kaninchen erliegen günstigen Falls dem Hunger erst am 19. Tage. Wird den Thieren Wasser gereicht, so ertragen sie das Hungern länger: Menschen 4 bis 5 Wochen, Pferde 4 Wochen, Hunde bis zu 9 Wochen. Ganz junge Individuen sterben beim Hungern eher als Erwachsene. Junge Hunde und Katzen sterben schon, wenn sie $^1/_3$ ihres Körpergewichtes verloren haben, ganz junge Hunde schon nach einem Verlust von nur $^1/_5$ ihres Körpergewichtes. Kinder erliegen dem entsprechend dem Hungertode viel früher als Erwachsene, meist schon am 3. oder 4. Tage, am längsten ertragen ältere Leute, vorausgesetzt, dass sie nicht schon an sich zu sehr heruntergekommen sind, die Nahrungsentziehung. An dem Verlust sind nicht alle Gewebe in gleicher Weise betheiligt. Der stärkste Verlust trifft das Fett, das bis auf Spuren schwindet; die Leber verliert $^1/_2$, die Milz $^2/_3$, die Muskeln $^3/_{10}$, das Blut $^1/_4$ und die Knochen $^1/_7$ ihres Gewichtes. Ausführlich kommen wir auf diese Verhältnisse noch bei der Lehre vom Allgemeinen Stoffwechsel zurück.

Da es keinen Bestandtheil des Körpers gibt, der nicht fortwährend dem Verbrauch unterliegt und aus dem Körper ausgeschieden wird, so muss, soll nirgends ein Deficit sich einstellen, auch nothwendiger Weise ein jeder dieser Bestandtheile dem Körper wieder zugeführt werden. Dies geschieht durch die Nährstoffe, welche die Thiere aufnehmen. Unter Nährstoff oder Nahrungsstoff versteht man eine chemische Substanz, durch welche ein für die Zusammensetzung des Körpers nothwendiger Stoff hergestellt oder der Verlust eines solchen verhütet wird. Solche Nährstoffe sind: Wasser, die anorganischen Salze, Eiweiss, Kohlehydrate und Fette. Als Nahrungsmittel bezeichnet man einen in der Natur vorkommenden oder technisch hergestellten Complex von allerlei Nährstoffen z. B. Fleisch, Eier, Brod. Eine Nahrung endlich ist ein Gemisch von Nährstoffen und Nahrungsmitteln, das den Bestand des Körpers völlig erhalten kann.

Wasser ist dem Körper unentbehrlich, schon wegen der grossen Verluste, die er durch die Athmung und andere Ausscheidungen (Harn, Schweiss) beständig erleidet.

Reines Wasser, Quell- oder Brunnenwasser ist vollkommen farb- und geruchlos; häufig enthält es etwas Calciumcarbonat; ist dieses in nicht unerheblicher Menge darin, so nennt man das Wasser „hart“. Ein grösserer Gehalt an Chlornatrium, Ammoniak und salpetriger Säure weist auf Verunreinigung des Wassers durch Zersetzungsproducte organischer Stoffe, häufig von thierischen Dejectionen hin, wie dies nicht selten der Fall ist bei Brunnen, die sich in der Nähe von Dungstätten, Kloaken u. A. befinden. Solches Wasser kann die Ursache epidemischer Krankheiten werden.

Die organischen Nährstoffe zerfallen in N-haltige und N-lose Zu den ersteren gehört die Gruppe der Eiweisskörper (S. 11) und der ihnen nahe stehenden Substanzen, die sog. Albuminoide: Leim, Chondrin (Elastin und Keratin).

Glutin, Knochenleim, der ebenso wie Eiweiss C, H, O, N, S enthält, aber stickstoffreicher (18pCt. N) und schwefelärmer (0,6 pCt. S) ist, bildet sich beim Kochen der organischen Grundlage der Knochen und des Bindegewebes mit Wasser; Chondrin, der Knorpelleim beim Kochen der echten Knorpel und der Hornhaut des Auges. Die Lösungen beider erstarren beim Erkalten zu einer Gallerte; aus den Lösungen wird Glutin durch Gerbsäure, Chondrin durch neutrales Bleiacetat (Bleizucker) und durch Chlorwasser ausgefällt.

Die N-losen organischen Nährstoffe zerfallen in Fette und Kohlehydrate. Die Fette sind Triglyceride d. h. zusammengesetzte Aether des Glycerin mit den Fettsäuren.

Alle thierischen Fette sind Gemenge von Oleïn, Palmitin und Stearin, von denen nur ersteres bei gewöhnlicher Temperatur flüssig ist. Das Palmitin schmilzt erst bei 46°, das Stearin bei 53°. Aus dem Glycerin, dem dreiatomigen Alcohol der Propylreihe $C_3H_5(HO)_3$ lassen sie sich durch Substitution des H vom Hydroxyl durch das Fettsäureradical ableiten z.B. Palmitin $C_3H_5(C_{16}H_{31}O.O)_3$. Die Palmitinsäure $C_{16}H_{32}O_2$, die Stearinsäure $C_{18}H_{36}O_2$ und die Oelsäure $C_{18}H_{34}O_2$ verhalten sich physicalisch wie ihre Glyceride. Fette und Fettsäuren sind in Wasser, Alcohol, Säuren unlöslich, leicht löslich in Aether, Benzol und Chloroform. Bei Behandlung mit Aetzalkalien werden die Fette verseift d. h. in Glycerin und Fettsäuren gespalten, welch' letztere sich mit den Alkalien zu in Wasser löslichen fettsauren Alkalien, Seifen verbinden. Die gleiche Spaltung erleiden die Fette bei längerem Stehen an der Luft; man nennt dann die Fette „ranzig".

Die thierischen Fette enthalten wechselnde Mengen von Oleïn, Palmitin und Stearin und zeigen dem entsprechend eine verschiedene Consistenz und einen variirenden Schmelzpunkt. Sehr weich, schon bei Zimmertemperatur grösstentheils flüssig, ist das Pferdefett und die Milchfette (Butter); ähnlich verhält es sich mit ausgelassenem Hundefett; ihr Schmelzpunkt liegt zwischen 23 und 30° C. Etwas consistenter schon ist das Schweinefett, dessen Schmelzpunkt etwa bei 37° liegt; solche Fette von butterartiger Consistenz bezeichnet man als Schmalz (Schweineschmalz, Gänseschmalz). Zu den festen Fetten oder Talgarten zählt das Rinderfett, das zwischen 41 und 48°, und das Hammelfett, das zwischen 43 und 50° schmilzt. Die pflanzlichen Fette enthalten ebenfalls Oleïn, Palmitin und Stearin, doch findet sich letzteres nur in den mehr festen Fetten; die flüssigen Fette, die Oele, enthalten zumeist Oleïn und Palmitin. Im Durchschnitt enthalten alle Fette $^3/_4$ ihres Gewichtes an Kohlenstoff.

Die Kohlehydrate sind indifferente organische Stoffe, welche C, H, O enthalten und zwar H und O in dem Verhältniss, in welchem sie mit einander Wasser bilden. Ihre allgemeine Formel ist $C_x(H_2O)_y$, sie sind wahrscheinlich als mehratomige Alcohole aufzufassen. Sie kommen in verschiedenen Formen vor, als in Wasser löslich: die eigentlichen Zuckerarten, Trauben-, Rohr-, Frucht- und Milchzucker, auch Glycogen und Inosit, ferner Gummi und Pflanzenschleim; als in Wasser unlöslich: Amylum und Cellulose.

Die Cellulose oder Pflanzenfaser $C_6H_{10}O_5$ bildet die Hauptmasse der Pflanzen, deren feste Zellwände daraus bestehen. Baumwolle, Flachs, Hanf, Pa-

pier stellen ziemlich reine Cellulose vor. Sie ist weder in Wasser, noch in verdünnten Säuren, noch in Alkalien löslich, nur löslich in basisch schwefelsaurem Kupferoxydammoniak. Durch conc. Schwefelsäure wird sie zunächst in Gummi (Dextrin) und dann in Traubenzucker umgewandelt. Mit zunehmendem Alter der Pflanzen verholzt die Cellulose, es entstehen daraus die sog. Ligninsubstanzen.

Das Amylum, die Stärke $C_6H_{10}O_5$, isomer mit der Cellulose ist in sehr vielen Pflanzentheilen (Samen der Getreidearten, Hülsenfrüchte, zahlreiche Wurzelknollen) enthalten. Die häufigste Quelle ist das Amylum der Kartoffelzellen, welches in Kügelchenform frei innerhalb der Zelle liegt; die Kügelchen sind durchsichtig, von eiförmiger Gestalt und von concentrischem Bau. Man unterscheidet je nach ihrer Herkunft: Kartoffel-, Weizenstärke, ferner die Stärke aus dem Mark der Palmen als Sago, die aus der Pfeilwurzel als Arrow-root. Die Stärke ist unlöslich in kaltem Wasser; mit siedendem Wasser quillt sie zu einer gallertigen Masse, dem Stärkekleister auf. Die kleinsten Spuren von Stärke färben sich mit Jod tiefblau; beim Erhitzen verschwindet die Färbung, um beim Erkalten zurückzukehren. Beim Erhitzen trockener Stärke verwandelt sie sich in Stärkegummi: Dextrin. Dieses ist in Wasser löslich und färbt sich mit Jod burgunderroth. Wird Stärke mit verdünnter Schwefelsäure erwärmt, so entsteht zunächst Dextrin und dann Traubenzucker.

Isomer mit Amylum ist das arabische Gummi, löslich in Wasser, unlöslich in Alcohol, ferner der Pflanzenschleim (Salepwurzel, Traganthgummi u. A.), welcher mit Wasser nur zu einer zähen, schleimigen Masse aufquillt, und die Pflanzengallerte, das Pectin, welches im Safte der meisten Obstfrüchte enthalten ist; mit Wasser und Zucker gekocht liefert es eine Gallerte, sog. Gelée.

Unter Zucker versteht man solche Kohlehydrate, die einen süssen Geschmack haben, in Wasser und Weingeist löslich und durch Hefe vergährbar sind. Man unterscheidet den schön krystallisirenden weissen Rohrzucker $C_{12}H_{22}O_{11}$, den aus Weingeist schwerer krystallisirbaren Traubenzucker $C_6H_{12}O_6 + H_2O$, sowie den ausserordentlich schwer krystallisirbaren Milchzucker $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$, endlich den unkrystallisirbaren Fruchtzucker $C_6H_{12}O_6$. Die ersteren drei, sowie das Dextrin drehen die Polarisationsebene, wenn auch verschieden stark, nach rechts, der Fruchtzucker und das arabische Gummi nach links.

Traubenzucker, Fruchtzucker und Milchzucker haben starke Affinität zum Sauerstoff, sie streben daher ihn sauerstoffhaltigen Verbindungen zu entziehen, sie wirken reducirend. Darauf gründen sich eine Reihe von Reactionen auf Zucker: Versetzt man eine zuckerhaltige Flüssigkeit mit überschüssiger Alkalilauge, fügt dann so lange eine Lösung von Kupfervitriol hinzu, als der zunächst entstehende Niederschlag von Kupferoxydhydrat sich mit schön lasurblauer Farbe auflöst, und erhitzt die Mischung auf 70—80°, so fällt das durch den Zucker reducirte rothe Kupferoxydul oder gelbe Kupferoxydulhydrat aus (Trommer's Probe). Ebenso wird weisses basisches Bismuthnitrat, das man nebst Aetzalkali einer Zuckerlösung zugesetzt hat, beim Erhitzen zum Sieden zu schwarzem unlöslichen Bismuthoxydul reducirt (Böttger's Probe). Rohrzucker gibt diese Reactionen im reinen Zustande nicht, sondern erst wenn man ihn durch Kochen mit verd. Säuren in Invertzucker (Gemenge von gleichen Theilen Trauben- und Fruchtzucker) übergeführt hat. Wird die wässrige Lösung aller vier Zuckerarten mit etwas Hefe versetzt, so zerfällt der Zucker zu Alcohol und Kohlensäure; darauf gründet sich die sog. Gährungsprobe.

Einseitige Ernährung. Es fragt sich nun, ob alle Vertreter der fünf hauptsächlichen Nährstoffgruppen: Wasser, Salze, Eiweiss, Kohlehydrate und Fette dem Körper zugeführt werden müssen, oder kann man nicht den einen und den anderen oder gar mehrere fortlassen, wenn man nur dafür die anderen Nährstoffe in reichlicherer Menge giebt? Es hat sich in dieser Hinsicht, vornehmlich durch die Versuche von Tiedemann und Gmelin Folgendes ergeben. Reicht man nur N-freie Nährstoffe, so gehen die Thiere unter gänzlicher Entkräftung zu Grunde. Hunde, welche nur Rohrzucker erhielten, starben am 30.—32. Tage; eine nur mit Zucker gefütterte Gans lebte 22 Tage, eine mit trockenem Stärkemehl gefütterte 27 Tage, eine mit gekochter Stärke gefütterte 44 Tage. Da die Thiere dabei auch Wasser erhielten, so haben sie ungeachtet der Darreichung von Kohlehydraten nicht viel länger gelebt, als wenn sie nur Wasser bekommen hätten. Man fand wie bei verhungerten Thieren alles Fett bis auf Spuren verschwunden. Ebenso gingen Thiere bei einseitiger Ernährung mit Gummi, mit Fett (Olivenöl, Butter) nach 36 Tagen zu Grunde. Ein nur mit Reis gefütterter Esel starb nach 14 Tagen. Aber auch Eiweissstoffe vermögen das Leben nicht zu erhalten. Eine mit gekochtem Eiweiss gefütterte Gans starb nach 26 Tagen und hatte trotz der reichlichen Eiweisszufuhr die Hälfte ihres Körpergewichtes eingebüsst. Bei reiner Leimfütterung starben Hunde schon nach 20 Tagen. Mit Muskelfleisch ernährte Ratten dagegen lebten sehr lange.

Aber auch die Zufuhr anorganischer Salze ist ein nothwendiges Erforderniss für die Erhaltung der Thiere. Von diesen büssen die Thiere durch den Harn und zum Theil durch den Koth eine recht beträchtliche Menge ihres Gesammtgehaltes an Salzen ein. Nun ist aber zum Aufbau, zur Regeneration der Gewebe neben Wasser, Eiweiss, Fett und Kohlehydraten das Vorhandensein gewisser Salze, insbesondere der Natron-, Kali- und Kalksalze in Verbindung mit Chlor und Phosphorsäure (Nährsalze) unumgänglich nothwendig. Fütterte Forster einen Hund mit reichlichen Mengen ausgelaugter Fleischrückstände, einer Nahrung, der nur die Aschebestandtheile des Fleisches fehlen, so ging der Hund ungeachtet genügender Zufuhr der übrigen Nährstoffe an Salz- oder Aschehunger zu Grunde. Durch die Ausscheidungen mit Harn und Koth laugt das Thier sich die Aschebestandtheile seines Körpers selbst aus, und ist dann der Gehalt an Körpersalzen unter eine gewisse Grenze gesunken, so stirbt das Thier. Bei Aschehunger büsst in erster Linie das Blut von seinen Aschebestandtheilen ein, nämlich fast ein Fünftel.

Aus alle dem geht hervor, dass zur Erhaltung des Körperbestandes die Einführung aller Nährstoffe und zwar in einer gewissen Mischung nothwendig ist. Und auf die hierfür erforderliche Mischung weist uns die Natur selbst hin in dem Prototyp aller Nahrungsmittel oder besser der Nahrung, in der Milch. Die Milch ist ein Nährstoffgemisch, welches dem Säugling von der Natur bereitet wird. Alle Säugethiere nehmen in der ersten Zeit ihres extrauterinen

Lebens nur Milch zu sich und erhalten sich damit nicht nur auf ihrem Bestand, sondern nehmen dabei schneller zu, wachsen dabei schneller als je in späteren Zeiten. In der That enthält die Milch: Wasser, Eiweissstoffe, Fett (Butter), Kohlehydrate (Milchzucker) und Salze. Ein ähnliches gutes Nahrungsmittel geben Fleisch und Eier ab. Wir werden uns mit den Nahrungsmitteln später noch ausführlicher zu beschäftigen haben. In folgender Tabelle sei nur die Zusammensetzung der genannten und der pflanzlichen Nahrungsmittel, welche für unsere Zwecke zunächst von Interesse sind, gegeben.

In 100 Theilen:	Wasser.	Eiweiss.	Fett.	Kohlehydrate.	Cellulose.	Asche.
Milch	87,4	3,4	3,7	4,8	—	0,7
Fleisch	76,7	20,0	1,5	0,6	—	1,2
Ei (ohne Schale)	73,9	13,9	10,8	0,3	—	1,1
Hafer	12,4	10,4	5,2	57,8	11,2	3,0
Wiesenheu	13,0	9,5	3,1	40,9	26,7	6,8
Roggenstroh	13,8	3,9	1,0	34,7	40,1	6,5
Kartoffeln	76,0	2,0	0,2	20,6	0,7	1,0
Rother Klee	78,0	3,5	0,8	8,0	8,0	1,7

Sollen aber die eingeführten Nährstoffe zum Ersatz der bei den Stoffwechselvorgängen verbrauchten Bestandtheile des Körpers dienen, so ist es erforderlich, dass sie zunächst Bestandtheile des Blutes werden. Fast alle Thiere besitzen eine innere Höhle zur Aufnahme und Verarbeitung der Nährstoffe; diese Höhle, der Darm, ist meist schlauchförmig und hat an ihrem oberen Ende eine Oeffnung, die Mundöffnung und ebenso an ihrem unteren Ende die Afteröffnung. In dieser Höhle liegen die eingeführten Stoffe gewissermassen als in einem vom eigentlichen Körper abgegrenzten Hohlraum, und nur was von den Nährstoffen die Wandungen des Darmschlauches zu durchsetzen geeignet und fähig ist, das kann in den eigentlichen Körper übertreten und zum Blutbestandtheil werden. Betrachten wir aber selbst so vorzügliche Nahrungsmittel wie Fleisch und Eier, so ist es schon von vorn herein klar, dass sie als solche in's Blut nicht übertreten können. Hierzu müssen im Wesentlichen zwei Bedingungen erfüllt sein, einmal müssen die Nährstoffe flüssig und ferner in Wasser resp. so schwach alkalischen Flüssigkeiten wie das Blut löslich sein. Nur wenige Nährstoffe nehmen wir in einer Form auf, die diesen Anforderungen genügt, so Wasser, Salze, Zucker. Entsprechen schon diesem Postulate nicht die besten Nahrungsmittel wie Fleisch und Eier, so ist es vollends für die pflanzlichen Nahrungsmittel schlechterdings unmöglich, als solche in's Blut überzutreten, sind doch hier die Nährstoffe in einer in Wasser ganz unlöslichen, gegen chemische Einwirkungen ausserordentlich resistenten Cellulosenhülle eingeschlossen, welche selbst vorausgesetzt, dass die darin enthaltenen Nährstoffe

flüssig und in Wasser löslich sind, den Austritt derselben unmöglich macht.

Begriff der Verdauung. Die Gesammtheit derjenigen Vorgänge, durch welche das Rohmaterial der Nahrung, soweit dies überhaupt möglich, in eine für den Thierkörper brauchbare Form übergeführt wird, bezeichnet man als „Verdauung". Schon aus dem Angeführten geht hervor, dass Vorrichtungen vorhanden sein müssen, durch welche die in den eingeführten Nahrungsmitteln enthaltenen Stoffe aus den sie einschliessenden Hüllen extrahirt, ausgelaugt und in eine flüssige, in Wasser lösliche Form gebracht werden. Zu diesem Zweck sind in und an dem Verdauungsschlauch der Thiere besondere Vorrichtungen angebracht, einmal mechanische, welche den Zweck haben, das eingeführte Material zu zerreissen, zerbeissen, zerstückeln, zerreiben, bei den pflanzlichen Stoffen die die Nährstoffe einschliessenden festen Cellulosenhüllen zu sprengen, sowie solche, welche die Fortbewegung der in den Verdauungsschlauch eingetretenen Substanzen in der Richtung vom Mund- zum Afterende bewirken. Abgesehen von diesen mechanischen Vorrichtungen verfügt der Thierkörper auch über Hilfsmittel, welche auf die Nährstoffe lösend, verflüssigend einwirken, sie in solche Form überführen, dass sie geeignet sind, Blutbestandtheile zu werden. Diese chemischen Lösungsmittel sind gegeben durch specifische Flüssigkeiten, welche vom Thierkörper selbst geliefert und an verschiedenen Stellen im Verlauf des Verdauungsschlauches und in diesen hinein ergossen werden. Man kann demnach die Lehre von der Verdauung in die Mechanik und die Chemie der Verdauung theilen. Die auf die Nährstoffe chemisch einwirkenden, im Körper selbst gebildeten Flüssigkeiten heissen Verdauungssäfte.

Drüsensecretion. Die Verdauungssäfte werden von Drüsen gebildet, welche am Verdauungsschlauch sowie in dessen Umgebung angebracht sind, sie sind Drüsensecrete. Man definirt nach Hoppe-Seyler's Vorgang wohl am besten die Secrete als Drüsenflüssigkeiten, welche neben reichlichem Wasser Stoffe enthalten, die im Blut theils gar nicht, theils quantitativ viel spärlicher anzutreffen sind. Man muss sich demnach vorstellen, dass jene Stoffe von den Drüsen selbst theils neugebildet, theils aus Blutbestandtheilen gewissermassen in concentrirtere Form gebracht werden. Diese Thätigkeit bezeichnet man als Secretion der Drüse. Eine jede der structurlosen Membrana propria der Drüse aufsitzende Epithelzelle ist eine Secretionszelle, vergleichbar einem kleinen chemischen Laboratorium, in welchem das von der Drüsenzelle aus dem Blut entnommene Material in einer für jede Drüse specifischen Weise verarbeitet und durch einen eigenthümlichen Akt nach aussen, nach dem Ausführungsgang hin, abgegeben wird. So secernirt die Speicheldrüse Speichel, die Leber Galle, die Niere Harn. Dass in der That die Thätigkeit der Drüsenzellen das Wesentliche ist und nicht etwa nur die Secrete einfache Durchschwitzungen, Transsudationen des Blutes in die Drüsen sind, geht einmal aus ihrer schon erwähnten eigenthümlichen chemischen Zu-

sammensetzung hervor, ferner daraus, dass unter später näher zu erörternden Bedingungen bei energischer Drüsenthätigkeit der Druck, unter welchem das Secret abgeschieden wird, grösser werden kann, als der zeitige Druck in den Blutgefässen der Drüse, sowie daraus, dass die Eigenwärme des Secretes die in den zuführenden Blutgefässen herrschende um 1 ° C. und darüber übersteigen kann. Endlich, und das ist ausserordentlich bemerkenswerth, gehen mit der Drüsenthätigkeit auch morphologische Veränderungen der Drüsenzellen selbst einher, wie wir solche des Genaueren bei den Zellen der Speichel-, Magen- und Pancreasdrüsen u. A. kennen lernen werden. Es ist damit wohl der schärfste Beweis geliefert für die bei der Secretion stattfindenden Umsetzungen in den Drüsenzellen selbst, deren Product eben das Secret vorstellt.

Die Verdauungssäfte wirken theils durch ihren Wasserreichthum, theils durch ihren Gehalt an Alkalien oder Säuren auf die einzelnen Nährstoffe lösend. Diese Wirkung würde aber allein nicht ausreichen, wenn nicht jedes Verdauungssecret noch einen specifischen Bestandtheil, ein sog. Ferment besässe.

Gährungs- oder Fermentprocesse. Alle organischen Substanzen sind hochzusammengesetzte und niedrig oxydirte Verbindungen d. h. sie enthalten im Molecül weniger Sauerstoff als zur Sättigung des in ihnen sich findenden C, H event. N und S nothwendig ist. Wie alle ungesättigten Verbindungen zeigen sie daher geringe Stabilität, dafür aber desto grössere Neigung, sich theils unter Aufnahme von Sauerstoff (Verbrennung), theils unter Wasseraufnahme in zwei oder mehrere einfacher zusammengesetzte und daher festere Verbindungen zu spalten. Eine dieser zahlreichen Spaltungen hat man schon früh bei der sog. weinigen Gährung kennen gelernt und danach die Ursache solcher Spaltungsvorgänge als Gährungserreger oder Fermente bezeichnet. Die Umsetzung verschiedener Zuckerarten in Alcohol und Kohlensäure:

$$\underset{\text{Traubenzucker}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{Alcohol}}{2\,(C_2H_6O)} + \underset{\text{Kohlensäure}}{2\,CO_2}$$

wird durch die Hefe bewirkt, welche nach der Entdeckung von Cagniard de Latour und Schwann aus Hefepilzen zusammengesetzt ist, kleinen zelligen Organismen (Saccharomyces). Lässt man Gerste mit Wasser befeuchtet stehen, so beginnt sie nach einigen Tagen zu keimen; die gekeimte Gerste heisst Malz, und dieses zeigt die Eigenschaft Stärke in Dextrin und weiterhin in Zucker überzuführen. Diesen im Malz enthaltenen Stoff nennt man Malzdiastase. Im Vorstehenden haben wir zugleich die beiden Typen der Fermente: bei der Alcoholgährung fungiren die kleinen Organismen des Hefepilzes als Fermente, im Malz ein unorganisirter, in Wasser löslicher Stoff; jene Fermente bezeichnet man daher als organisirte, diese als lösliche oder chemische Fermente. Die chemischen Fermente sind bisher nicht genügend isolirt; nur so viel lässt sich aussagen, dass sie eiweissähnlicher Natur zu sein scheinen, ausserordentlich kräftige Wirksamkeit entfalten, so dass kleine Mengen von Ferment grosse

Mengen von Substanz zu spalten vermögen, und endlich selbst nur wenig bei oder durch den Gährungsvorgang verbraucht werden. Bei und während des letzteren vermehren sich die organisirten Fermente theils durch Knospen-, theils durch Sprossenbildung. Die Gährungen kommen zu Stande durch Contact des Ferments mit den organischen Stoffen bei Gegenwart von Wasser und meist unter Mitwirkung von Wasser; bringt man das Ferment mit dem zu spaltenden organischen Stoff im trockenen Zustand zusammen, so erfolgt keine Gährung. Durch das Austrocknen gehen die Gährungspilze zu Grunde, daher die Unwirksamkeit der trockenen Hefe. Im Allgemeinen kann man sagen, dass alle die Momente, welche den Gährungspilz zerstören oder seine Existenz und Entwicklung gefährden, die Gährung sistiren. Ebenso wenig erfolgt die Gährung, wenn die chemischen oder die organisirten Fermente verändert sind, sei es dadurch, dass die Fermente auf die Coagulationstemperatur des Eiweiss (ca. 60°) erhitzt werden oder dadurch, dass sie auf andere Weise coagulirt, ausgefällt werden: durch Zusatz von Alcohol, Sublimat u. A. Nur die im thierischen Körper vorkommenden löslichen Fermente behalten ungeachtet der Behandlung mit Alcohol ihre Wirksamkeit. Endlich ist bemerkenswerth, dass die löslichen Fermente im lufttrockenen Zustande auf 100° und darüber, bis zu 160° erhitzt werden können, ohne ihre Wirksamkeit einzubüssen.

Als allgemein durchgreifendes Gesetz für die Gährungsprocesse gilt, dass die entstandenen Spaltproducte in Summa eine geringere Verbrennungswärme haben als die Muttersubstanz, aus der sie entstehen. Eine Analogie der Fermentwirkungen, die man wohl auch als „Contact- oder katalytische Wirkungen" bezeichnet, bietet die Eigenschaft gewisser edler Metalle sich mit Sauerstoff wie das Platin oder mit Wasserstoff wie das Palladium zu laden und nunmehr kräftige Umsetzungen anzuregen, Wasserstoffsuperoxyd H_2O_2 in Wasser und Sauerstoff zu spalten oder lebhafte Oxydationen einzuleiten. Auch die Fermente zerlegen sämmtlich Wasserstoffsuperoxyd.

Um eine Vorstellung von der Art dieser Wirkungen zu gewinnen, wollen wir die hauptsächlichsten Fermentationsprocesse nach der Eintheilung von Hoppe-Seyler kurz betrachten. Die eine Reihe von Fermenten wirkt gleich verdünnten Mineralsäuren in der Siedhitze und verwandelt Stärkekleister in Dextrin und Traubenzucker:

$$\underset{\text{Stärke}}{4\,(C_6H_{10}O_5)} + 3\,H_2O = \underset{\text{Dextrin}}{C_6H_{10}O_5} + 3\,\underset{\text{Traubenzucker}}{(C_6H_{12}O_6)}$$

Fermente dieser Art bezeichnet man als Diastasen und nennt daher das Ferment der keimenden Gerste: Malzdiastase. Im Thierkörper finden sich solche Diastasen im Mund- und Bauchspeichel.

Andere Fermente zeigen eine Einwirkung analog den Alkalien bei höherer Temperatur, so das Fäulnissferment, welches man von den kleineren Organismen, den Fäulnissbacterien bisher nicht zu trennen vermocht hat und daher als organisirtes ansehen muss. So zerfallen Fette bei der Fäulniss in Fettsäuren, die an das Alkali zu Seifen gebunden werden, und Glycerin (fermentative Verseifung):

$$\underset{\text{Stearin}}{C_3H_5(C_{18}H_{35}O\,.\,O)_3} + 3\,H_2O = \underset{\text{Stearinsäure}}{C_{18}H_{35}O\,.\,OH} + \underset{\text{Glycerin}}{C_3H_5(HO)_3}$$

Eine dritte Reihe von Gährungsprocessen ist in ihrem molekularen Zustandekommen nicht ganz so klar, so die Milchsäuregährung, bei welcher der Zucker der Milch geradeauf in Milchsäure übergeht (Sauerwerden der Milch), die Buttersäuregährung, die sich in faulenden Gemischen an die Milchsäuregährung anschliesst und die gebildete Milchsäure in Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoff spaltet, endlich die Essiggährung alcoholischer Flüssigkeiten (Sauerwerden des Weins und Bieres), bei der unter Aufnahme des Sauerstoffs der Luft der Aethylalcohol in Essigsäure und Wasser zerfällt. Für diese hat Pasteur als Ursache die Gegenwart resp. Entwicklung von einander verschiedener, kleinster zelliger Organismen dargethan (Clostyridium butyricum bez. Mycoderma aceti).

Solchen Fermenten begegnen wir in den im Verlauf des Verdauungsschlauches ergossenen Verdauungssäften verschiedentlich; wir werden sie noch des Näheren zu betrachten haben. Vor der Hand genüge es, als allgemein giltig hinzustellen, dass unter der Einwirkung des Wassers im Verein mit derjenigen der in den Säften enthaltenen schwach sauren oder alkalischen Substanzen und vornehmlich der Fermente die Nährstoffe aus den eingeführten Nahrungs- und Futtermitteln extrahirt, verflüssigt und befähigt werden, in die Körpersäfte überzutreten. Die Residuen der Nahrung, welche noch im untersten Abschnitt des Darmrohrs, dem Mastdarm anzutreffen sind, die also nicht verdaut oder unverdaulich sind, bilden eine für den Körper nutzlose Schlacke, die als Koth ausgestossen wird.

An dem Verdauungsschlauch der Säugethiere wird der Unterschied zwischen Pflanzen- und Fleischfressern von besonderer Bedeutung. Da, wie noch des Genaueren zu erörtern sein wird, die Verdauung der pflanzlichen Nahrung einen ungleich grösseren Aufwand mechanischer und chemischer Hilfsmittel erfordert, als die Verdauung der animalischen Nahrung, so finden sich auch zwischen Carni-, Omni- und Herbivoren in Bezug auf die Länge und Capacität des Darmcanals sowie die Entwicklung und Ausbildung der einzelnen Abschnitte desselben die grössten Differenzen. Bei reinen Fleischfressern (Hund, Katze, Löwe, Tiger) ist der Verdauungsschlauch am kürzesten, länger bei den Omnivoren (Mensch, Affe), endlich bei den reinen Herbivoren findet sich ein ausserordentlich langer Verdauungsschlauch und in demselben noch einzelne Abschnitte zu ganz enormen Erweiterungen ausgebildet. Es genüge für's Erste dies im Grossen und Ganzen zu skizziren. So beträgt beim Tiger und Löwen die Länge des ganzen Darmtractus nur das 3fache, beim Hund das 5fache, beim Schimpansen das 6fache und beim Menschen das 9fache der Körperlänge, gemessen von der Nase resp. vom Scheitel bis zum After. Bei den Grasfressern ist der Darm zwischen 11 und 26mal so lang, als ihre Körperlänge beträgt, und zwar beim Pferd das

12fache, beim Rind das 20fache und bei der Ziege das 26fache der Körperlänge.

Die Mundhöhle des Menschen wie die Maulhöhle der Thiere dient zur Aufnahme der Nahrung und zur mechanischen Zerkleinerung der in grösseren Stücken eingeführten festen Nahrungsmittel durch die Zähne. Das Trinken resp. Saufen der Thiere erfolgt in verschiedener Weise. Bei den Omnivoren und Herbivoren geschieht die Aufnahme von Getränk in die Mund- oder Maulhöhle durch Ansaugen mittels Herabziehens des Unterkiefers bez. Herabziehens und Abplattens der Zunge; dadurch entsteht ein luftleerer Raum in der Mundhöhle, der durch die einströmende Flüssigkeit ausgefüllt wird. So führt der Mensch die verengte Mundspalte an den Rand des mit Flüssigkeit gefüllten Gefässes und saugt letztere an. In ähnlicher Weise saugen die Wiederkäuer und Einhufer (Pferd und Esel) mittels verengter Maulspalte die Flüssigkeit an, während das Schwein die Schnauze in die Flüssigkeit hineinsteckt. Wenn der Hund säuft, so streckt er die Zunge löffelförmig in die Flüssigkeit hinein, erhebt die Zungenspitze, so dass eine kleine Portion Flüssigkeit von den erhobenen Rändern und der Spitze der Zunge eingeschlossen wird und schleudert sie nun in die Maulhöhle hinein. Die Katzen lecken Flüssigkeiten auf: sie tauchen die Zunge ein und ziehen dieselbe, mit Flüssigkeit benetzt, schnell in das Maul zurück.

Der M. genioglossus streckt die Zunge vor, die Mm. hyo- und styloglossus ziehen sie in die Mundhöhle zurück; sie werden vom N. hypoglossus versorgt.

Während Säuglinge die Saugbewegung durch Herabziehen des Unterkiefees sammt der Zunge bewirken, saugt der erwachsene Mensch nach L. Auerbach in den luftverdünnten Raum an, der durch Vorwärtsziehen der Zungenwurzel (mittels der Mm. sternothyreoidei, sterno-, omo- und thyreohyoidei) und durch das Herabziehen und die Abplattung der ganzen Zunge (mittels der Mm. geniohyodei und hyoglossi) zu Stande kommt.

Die Schneide- und Eckzähne dienen hauptsächlich zum Abbeissen, Abreissen und Zerstückeln der Nahrung. Das eigentliche Zerreiben, Zerkauen, Zermalmen geschieht mit Hilfe der Back- oder Mahlzähne. Bei den Fleischfressern werden die Fleischstücke nur zerrissen, zerbissen und so geschlungen; die Backzähne dienen den Carnivoren im Wesentlichen zum Zerkleinern der Knochen. Ein eigentliches Kauen zeigen nur die Omni- und Herbivoren. Das Kauen besteht in Bewegungen des Unterkiefers gegen den feststehenden Oberkiefer in horizontaler und verticaler Richtung. Den Unterkiefer ziehen nach oben die Mm. masseter und temporalis, nach oben und vorn die Mm. pterygoidei int., nach vorn die Mm. pterygoidei ext., nach unten der M. digastricus (beim Menschen auch der M. mylo- und geniohyoideus); indess kann der Unterkiefer nur dann nach unten gezogen werden, wenn das Zungenbein durch seine Muskeln (Omohyoideus, Sternohyoideus, Sternothyreoideus, Thyreohyoideus) fixirt wird; deshalb kann nur bei geschlossenem Munde leicht gekaut werden, es ist daher auch der M. orbicularis oris zu den Kaumuskeln zu zählen. Bei den

Thieren, welche von unten nach oben kauen, treten die Mm. masseter, temporalis und pterygoideus int. gleichzeitig in Thätigkeit; bei denen, welche wesentlich einseitig kauen, also den Kiefer von rechts nach links und umgekehrt bewegen, ist der M. pterygoideus ext. und int. der rechten (mit dem M. masseter der linken) Seite thätig resp. umgekehrt, bei den Thieren, welche von vorn nach hinten kauen, beide Mm. pterygoidei ext. vereint. Bei den Wiederkäuern sind die seitlichen Bewegungen der Kiefer sehr ausgedehnt, bei den Nagethieren die Vor- und Rückwärtsbewegung. Die sehr stark entwickelten Backzähne der Herbivoren zeigen bei den Einhufern und Wiederkäuern die Eigenthümlichkeit, dass die Schmelzsubstanz auch in die Mahlfläche der Zähne eingestülpt ist, so dass sich hier leistenförmige Vorsprünge, die Schmelzleisten bilden, durch welche, abgesehen von der dadurch bedingten grösseren Dauerhaftigkeit der Zähne, die Futterstoffe fester gehalten und ihre Zermalmung wesentlich befördert wird.

Es besitzt an Zähnen in beiden Kiefern zusammen:

Mensch	8	Schneide-,	4	Eck- (Augen-),	8	Back-,	12	Mahlzähne
Hund	12	„	4	„	4	Wolfs-,	24	„
Katze	12	„	4	„	—	„	14	„
Schwein	12	„	4	„	4	„	24	„
Pferd	12	„	4	„	—	„	24	„
Wiederkäuer	8	„	—	„	—	„	24	„

Es ist bemerkenswerth, dass die Augenzähne nur den Hengsten zukommen, den Stuten fehlen. Bei den Wiederkäuern sitzen die 8 Schneidezähne im Unterkiefer, der Oberkiefer entbehrt derselben, daher die Wiederkäuer nicht ordentlich beissen können.

Der Masseter, Temporalis, die Pterygoidei, der Mylohyoideus und vordere Bauch des Digastricus werden vom N. crotaphitico-buccinatorius vom 3. Ast des N. trigeminus, der Buccinator, Orbicularis oris und hintere Bauch des Digastricus vom N. facialis, der Geniohyoideus vom N. hypoglossus, der Sternohyoideus, -thyreoideus, Thyreohyoideus und Omohyoideus vom R. descendens n. hypoglossi versorgt.

Die Zunge schiebt die auf ihrem Rücken befindlichen Speisetheile zwischen die Backzähne; dort werden sie durch die Mahlbewegungen der Kiefer zerrieben und suchen seitlich in die zwischen Oberkiefer und Backe gelegene Tasche auszuweichen. Der M. buccinator drängt diese seitlich ausweichenden Theile wieder zwischen die Backzähne zurück. Beim Affen füllen sich beim Kauen die geräumigen Backentaschen; ihren Inhalt bringt der Affe durch Andrücken der Hand gegen die Backe wieder in die Maulhöhle.

Während des Kauens vermischt sich der gebildete Speisebrei auf's innigste mit dem reichlich zuströmenden Mundsaft. Dadurch werden die Kaubewegungen wirksam unterstützt, insbesondere wenn die Nahrung trocken ist. Ausserordentlich fein kaut das Pferd; es ist, wie sich weiterhin zeigen wird, dieses feine Zerkauen, wodurch ein grosser oder selbst der grösste Theil der Cellulosehüllen gesprengt wird, für

die Auslaugung der Nährstoffe aus dem Futter durchaus nothwendig. Sind die Kauwerkzeuge, in erster Linie die Mahlzähne des Pferdes, wie dies im Alter eintritt, schlecht oder nur defect, so leidet die Ernährung des Pferdes erheblich darunter. Dasselbe ist bei alten Leuten der Fall, die infolge schlechter Zähne die Speisen ungenügend zerkauen. Rinder kauen zuerst grob, erst das zweite Kauen, das Wiederkauen ist fein.

In die Mund- oder Maulhöhle ergiessen sich 4 Säfte: der Mundschleim und die Secrete der 3 Speicheldrüsen: Parotis, Submaxillaris, Sublingualis, beim Hund und der Katze noch die der Orbitaldrüse. Ihre Secrete verbinden sich zu dem Mundspeichel bez. Maulspeichel, welcher dazu dient, die Speisetheile zu durchfeuchten und sie schlüpfrig zu machen. Der gemischte Mundspeichel ist eine farblose, dünne oder fadenziehende, bald mehr, bald weniger trübe Flüssigkeit, ohne Geschmack und Geruch, von meist alkalischer Reaction. Die Trübung des Speichels rührt von morphotischen Elementen her, einmal den Speichelkörperchen, welche den farblosen Blutkörperchen ähnlich lebhafte Molecular- und amöboide Bewegung zeigen, ferner von dem Epithel der Backen- und Mundschleimhaut, das aus ausserordentlich grossen platten kernhaltigen Zellen besteht. Sein spec. Gewicht schwankt zwischen 1,004 und 1,009, die Menge seiner festen Bestandtheile zwischen $^1/_2$ und 1 pCt., selten und nur unter besonderen Bedingungen ist sie höher; der Speichel ist also für gewöhnlich ungeachtet seiner Viscosität sehr arm an festen Bestandtheilen. Von anorganischen Salzen enthält er Chloralkalien, etwas phosphorsaure Alkalien und Erden, ferner nicht unbeträchtliche Mengen von kohlensaurem Kalk, der, durch die vom Speichel absorbirte Kohlensäure in Lösung gehalten, beim Stehen des Speichels an der Luft infolge Abdunstung der Kohlensäure ein krystallinisches Häutchen und auch den fast ausschliesslichen Bestandtheil der ab und zu angetroffenen Speichelsteine bildet. Letztere entstehen, wenn jene Abscheidung schon in den Speicheldrüsen oder in deren Ausführungsgängen erfolgt. Endlich finden sich im Speichel des Menschen und mancher Thiere geringe Mengen von Rhodankalium (Schwefelcyankalium) KCNS, das sich mit Eisenoxydsalzen blutroth färbt. An organischen Stoffen enthält der Speichel eine Spur durch Kochen gerinnbaren Albumins, ferner in wechselnder Menge Mucin oder Schleimstoff.

Mucin, aus C, H, O, N, S bestehend und zu den Albuminoiden gehörig, findet sich in manchen Secreten und im embryonalen unreifen Bindegewebe (Wharton'sche Sulze des Nabelstrangs), dem es eine glashelle, fadenziehende Beschaffenheit verleiht. In Wasser unlöslich, aber darin aufquellend, löst es sich in Alkalien, auch in Kalk- und Barytwasser; in der Siedhitze gerinnt es nicht, durch Alcohol wird es ausgefällt. Seine characteristische Reaction besteht darin, dass es von Essigsäure gefällt wird und sich im Ueberschuss des Fällungsmittels nicht auflöst. Mineralsäuren fällen zwar das Mucin, doch löst es sich im Ueberschuss derselben auf.

Der gemischte Speichel des Pferdes ist wasserhell, ausserordentlich zäh, enthält über 1 pCt. feste Stoffe, darunter 0,8 pCt. Salze. Der gemischte Speichel des Hundes enthält nur $^1/_2$ bis 1 pCt. feste Stoffe; sowohl beim Pferd wie beim Hund fehlt Rhodankalium.

Einen wesentlichen Bestandtheil bildet ein organischer Fermentstoff, die Speicheldiastase (schlechter „Ptyalin“ genannt), welche, wie Leuchs schon vor 50 Jahren gefunden hat, analog der uns bereits bekannten Malzdiastase (S. 109) gequollene Stärke, Stärkekleister fast momentan in Dextrin und Zucker überführt. Wie alle Fermentationen geht auch die der Speicheldiastase am besten bei höherer Temperatur vor sich, am schnellsten bei Blutwärme, 35 bis 40° C. Bei 60°, sicher aber bei 100° wird das Ferment ganz unwirksam. Zuerst wird bei Digestion von Stärkekleister mit Speichel der Kleister verflüssigt, dabei entsteht lösliche Stärke, Nasse's Amidulin, welche sich mit Jod noch blau färbt. Nach etwa 1 Minute erhält man auf Jodzusatz nicht mehr die blaue Farbenreaction der Stärke, sondern die burgunderrothe des Dextrin (S. 105), Brücke's Erythrodextrin; daneben kann man durch die Trommer'sche Probe, sowie die Gährungsprobe (S. 105) die Anwesenheit von Zucker nachweisen.

Nach Musculus und v. Mering ist sowohl der von der Malzdiastase wie vom Speichelferment gebildete Zucker der Hauptsache nach Malzzucker, Maltose $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$, und daneben entsteht nur wenig Traubenzucker. Die Maltose krystallisirt in weissen Nadeln, ist in Weingeist schwerer löslich als Traubenzucker; sie dreht die Polarisationsebene etwa 3mal so stark als der letztere nach rechts, dagegen reduciren erst 3 Theile Maltose die gleiche Menge Kupferoxyd wie 2 Theile Traubenzucker. — Uebrigens findet sich neben Erythrodextrin ein zweites, durch Jod nicht färbbares, durch Alcohol ausfällbares Dextrin, das sog. Achroodextrin, welches von der Speicheldiastase nicht weiter angegriffen wird.

Von allen Thieren besitzen nur der Mensch, der Affe und die Nagethiere (Kaninchen, Ratte, Maus, Eichhorn, Meerschweinchen) einen diastatisch wirksamen Speichel, dagegen ist der Speichel der Carnivoren (Hund, Katze) und unter den Omnivoren der von Bär und Schwein diastatisch fast unwirksam. Nur der Maulspeichel des Pferdes ist von einer kräftigen, vom Rind und Schaf von einer ziemlichen diastatischen Energie auf Stärkekleister und sogar auch auf rohe ungequollene Stärke, welche zuerst in lösliche Stärke (Amidulin) und weiterhin in Dextrin und Zucker umgesetzt wird. Bei den Thieren, denen die Speicheldiastase fehlt, kann daher der Speichel nur dazu dienen, das aufgenommene, meist trockene Futter zu durchfeuchten, schlüpfrig und so für die Fortbewegung aus der Maulhöhle nach der Speiseröhre geeignet zu machen. Dem entsprechen auch die enormen Differenzen in der Speichelmenge, welche verschiedene Thiere innerhalb 24 Stunden secerniren. Während dieselbe beim Menschen auf 500—800 Grm. pro Tag geschätzt wird, scheiden Pferde bis 40, Rinder sogar bis 60 Kgrm. Speichel aus, also $^1/_{12}$—$^1/_{10}$ ihres

Körpergewichtes. Im Allgemeinen wird um so mehr Speichel gebildet, je trockner das Futter ist und je weniger Trinkwasser dazu verabreicht wird. Colin hat Pferden gemessene Mengen verschiedener Futterstoffe gegeben, ihnen dann die Speiseröhre am Halse angeschnitten, durch diese Oeffnung die mit Speichel durchmischten Bissen abgefangen und gewogen. Die Differenz des Gewichtes dieser Bissen und des gereichten Futters gibt die Menge des Speichels, der zum Zerkauen und Schlüpfrigmachen des Bissens hinzugefügt werden musste. Es hat sich so herausgestellt, dass bei Heu und Stroh das vierfache, bei Gerstenmehl das doppelte, bei Hafer das gleiche und bei feuchtem Heu etwa das halbe Gewicht an Speichel hinzugegeben und bei mit Wasser angerührtem Gerstenmehl fast gar kein Speichel gebildet wird. Hand in Hand mit der Grösse der Speichelsecretion sehen wir auch die der Parotiden gehen. Schneidet man die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen an einer Stelle an und legt in diese feine Glasröhrchen, durch welche man den Speichel nach aussen ableitet, sog. künstliche Speichelfisteln, so überzeugt man sich, dass der wasserklare Parotisspeichel der an festen Bestandtheilen und an Ferment ärmste ist; Mucin enthält weder er noch die Drüse, dagegen ist er sehr reich an Calciumcarbonat, daher er beim Stehen an der Luft sich stark milchig trübt. Der Submaxillar- und Sublingualspeichel ist reicher an festen Stoffen, enthalt Mucin und diastatisches Ferment. Bei den Carnivoren sind die Parotiden sehr klein, weil zu ihrer wasserreichen Nahrung (Fleisch enthält fast 75 pCt. Wasser) wenig Speichel hinzugegeben zu werden braucht. Bei den Herbivoren, welche trockenes Futter fressen, findet man die Parotiden ausserordentlich stark entwickelt. Es steht also die Entwicklung der Parotiden und die Menge des gelieferten gemischten Speichels in einer sichtbaren Abhängigkeit von der Beschaffenheit der Nahrung derart, dass bei Fleischnahrung am wenigsten, bei Pflanzennahrung am meisten Speichel abgeschieden wird und zwar um so reichlicher, je trockner das Futter ist, während die Speichelmenge der Omnivoren etwa in der Mitte zwischen beiden steht. Im nüchternen Zustand ist die Speichelsecretion gering, wird durch Sprechen und Rauchen, durch den Geruch, ja sogar schon durch die Vorstellung eines leckeren Mahls gesteigert und durch Einleitung von Kaubewegungen ad maximum gebracht. Die Secretion des Speichels in Abhängigkeit von jenen einzelnen Factoren erfolgt durch nervösen Einfluss, mit dem wir uns bei der Lehre von der Innervation der Speicheldrüsen zu beschäftigen haben werden. Es sei hier nur der interessanten Beobachtungen an den Speicheldrüsenzellen gedacht, welche es über allen Zweifel erheben, dass die wesentlichen und charakteristischen Stoffe des Speichels in den Drüsen selbst gebildet werden.

Die Speicheldrüsen gehören zu den zusammengesetzten acinösen Drüsen. Die Ausführungsgänge einer Reihe von Acini treten zur Bildung der Speichelröhren zusammen, welche mit einem cylindrischen Stäbchenepithel besetzt sind. Heidenhain unterscheidet an ihnen: Schleimdrüsen (Schleimspeichel-)und Eiweiss-

drüsen. Zu den Schleimdrüsen einfachster Form gehören die Drüsen der Zunge und des Oesophagus: hier liegen der Membrana propria überall grosse helle Zellen mit einem kleinen Kern an. Etwas complicirter ist der Bau anderer Schleimdrüsen, so der Orbitalis und Sublingualis aller Säugethiere, ferner der Submaxillaris des Hundes und der Katze. In letzteren sieht man im Acinus grosse, helle, kaum granulirt erscheinende Zellen und daneben an einigen Stellen der structurlosen Wand direct aufsitzend, also wandständig, kleine, länglich runde, granulirte Zellen mit rundlichem Kern, die Gianuzzi'schen Halbmonde; Heidenhain nennt sie Randzellen, die übrigen Centralzellen. Mit Carmin färben sich diese kaum, während die Randzellen sich lebhaft roth färben; die Centralzellen enthalten Mucin, die Randzellen ein eiweisshaltiges Protoplasma, daher der Unterschied in der Färbbarkeit. Versetzt man die Drüse in sehr energische Thätigkeit, so sieht man in dem Maasse, als die Drüse secernirt, die Randzellen an Zahl und Grösse zunehmen, während die Centralzellen abnehmen. Die mit Carmin sich stark roth färbende Randzone wird immer mächtiger, während die blassrothe Innenzone mehr und mehr schwindet. Bei der Speichelsecretion scheinen demnach die Centralzellen zu platzen oder zu zerfallen und nun der frei gewordene Schleim oder Partikelchen der Zellen selbst von der ausgeschiedenen Speichelflüssigkeit fortgeschwemmt zu werden, dagegen vom Rande der Acini her eine kräftige Wucherung der als jüngere zu betrachtenden Protoplasmazellen stattzufinden, welche bei der Thätigkeit der Drüse sich in Centralzellen umwandeln, wobei das Eiweiss ihres Protoplasma sich grossentheils in Mucin umsetzt.

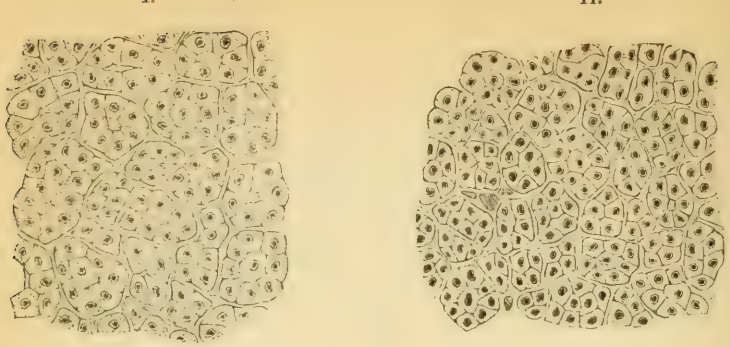
Die Zellen der Eiweissdrüsen, zu denen die Parotis aller Säugethiere und die Submaxillaris des Kaninchens gehören, erscheinen dagegen stets mit dunkeln Körnchen erfüllt, sodass die Zellgrenzen nicht ohne weiteres wahrnehmbar sind; nach Alcoholhärtung und Carminfärbung sieht man in einer ungefärbten Grundsubstanz dunkle Körnchen und einen unregelmässig zackigen rothgefärbten Kern; die Zellen haben einen hohen Eiweissgehalt, werden durch Mineralsäuren getrübt, durch starke Essigsäure aufgehellt. Die Submaxillaris des Menschen ist eine gemischte Drüse, insofern Abschnitte vom Character der Schleimdrüsen und solche von Eiweissdrüsen neben einander vorkommen.

Sehr schön lassen sich die Unterschiede im Aussehen der ruhenden und der thätig gewesenen Drüse an der Parotis des Hundes verfolgen.

In der thätigen Drüse (Fig. 16, II.) sind die Zellen durchgängig verkleinert, die Zellsubstanz bildet oft nur eine schmale Zone um den Kern, während im Ruhezustande (I) der Durchmesser der Zelle 2 bis 3mal so gross ist als der des Kerns. Die Grundsubstanz der Zellen der ruhenden Drüse ist hell, die der thätigen Drüse stark getrübt. Die Volumabnahme der thätigen Zellen spricht dafür, dass sie Substanzen an das Secret abgegeben; die Abnahme der hellen Grundmasse im Zellleib der thätigen Drüse, dass erstere es gewesen, auf deren Kosten die Secretbestandtheile gebildet worden sind.

Ausser der mechanischen Zerkleinerung und der Einspeichelung der Speise kann auch ein Theil der in Wasser oder in dem schwach alkalischen Mundspeichel löslichen Stoffe der Nahrung in Lösung übergeführt werden. Bei den Thieren, die einen diastatisch wirksamen

Fig. 16.



Ruhende und thätige

Parotis des Hundes nach Heidenhain.

Speichel besitzen, mag auch ein Theil der in gekochtem (vielleicht auch der in rohem) Zustand eingeführten Stärke in Dextrin und Zucker übergeführt werden. Indess kann bei dem nur kurzen Verweilen der Speisen in der Mundhöhle jedenfalls nur ein sehr geringer Theil schon hier der fermentativen Umwandlung unterliegen.

Schlingen und Schlucken. Die zerkleinerten und durch Imbibition mit dem Mundspeichel in einen Brei verwandelten Speisetheile werden durch die Bewegungen der Zunge, wobei diese infolge Contraction ihrer Querfasern (M. transversus linguae) eine Mulden- oder Löffelform annimmt, sodass die Ränder gegen die Zähne resp. den harten Gaumen anstossen und so ein länglich runder Hohlraum gebildet wird, in eine diesem Hohlraum entsprechende Form gebracht, zu einem rundlichen Ballen, einem Bissen formirt, der nun, wie aus neueren Untersuchungen von Kronecker, Falk und Meltzer hervorgeht, mit grosser Geschwindigkeit in einem Akt durch Rachen und Speiseröhre bis hinab in den Magen unter hohem Druck hinuntergeschleudert, gewissermassen hinuntergespritzt wird. Der drückende Spritzenstempel wird durch kräftige Contraction beider Mm. mylohyoidei, welche als Diaphragma oris die Mundhöhle nach unten abschliessen, hergestellt. Diese erheben den ganzen Boden der Mundhöhle sammt dem Zungenbein, drängen so den Zungenkörper nach hinten und oben, während gleichzeitig die Zungenwurzel durch die Thätigkeit der Mm. hyoglossi nach hinten und unten gezogen wird. Dadurch wird die Rachenhöhle, der eigentliche Spritzraum nach vorn luftdicht abgeschlossen. Es bedarf nur noch des luftdichten Abschlusses der Choanen nach der Nasenhöhle und des Kehlkopfeinganges. Ersterer wird dadurch hergestellt, dass durch Contraction der Levatores palati mollis und der Mm. palatopharyngei der weiche Gaumen erhoben und horizontal ausgespannt wird. Indem nun durch die Mm. mylohyoidei mit dem Zungenbein

zugleich der Kehlkopf erhoben und gegen die Zungenwurzel gedrückt wird, muss der Kehldeckel auf den Eingang zum Kehlkopf gepresst und so die Passage gesperrt werden. Gesichert wird dieser Verschluss durch Abschluss der Stimmritze: die Stimmbänder legen sich infolge der Zusammenziehung der Mm. thyreo-arytaenoidei und crico-arytaenoidei laterales hart aneinander Der ganze Vorgang der Ueberführung der Schluckmasse, gleichviel ob dieselbe aus einem Bissen oder nur aus Flüssigkeit besteht, aus der Mundhöhle in die Speiseröhre (bez. in den Magen) heisst Schlingakt oder Schluckakt. Das Hinabspritzen der Schluckmasse aus der Mundhöhle bis in den Magen, erfolgt ausserordentlich schnell, in weniger als $^1/_{10}$ Secunde, und erst wenn der Spritzakt beendet ist, also dem eigentlichen Schluckakt nachfolgend, beginnen Contractionen der Musculatur der Rachen- und Speiseröhrenwand; letztere können den Transport etwa zurückgebliebener Reste der Schluckmasse nach dem Magen besorgen.

Ab und zu kommt es vor, dass besonders bei schnellem Schlingen der Verschluss nicht ganz vollständig ist, dann dringen Speisepartikel durch die Choanen ein, wir sagen dann, wir haben uns verschluckt. Gelangen zufällig doch einmal Speisetheile in den Kehlkopf, so entsteht starker Hustenreiz und mit einer kräftigen Exspirationsbewegung werden die eingedrungenen Fremdkörper ausgeworfen. Bezüglich der Bedeutung des Kehldeckels beim Schlucken hat Longet sich bei Hunden überzeugt, dass nach Entfernung des Kehldeckels feste Speisen zwar gut geschluckt werden, Getränke aber regelmässig in die Luftröhre sich verirren und heftige Hustenanfälle hervorrufen. Die Schlingbewegungen stehen unter dem Einfluss des Nervensystems; ihr Zustandekommen wird uns später beschäftigen. Wie wichtig die allseitige Durchfeuchtung des Futters durch den Speichel gerade für den Schlingakt ist, lehren Versuche von Magendie. Die Zeit, welche ein Pferd bei freiem Zutritt des Speichels zum Schlingen einer bestimmten Futtermenge braucht, vergrössert sich um mehr als die Hälfte, wenn infolge Unterbindung der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen der Speichelerguss in die Maulhöhle abgeschnitten ist.

Den Mylohyoideus versorgt der R. crotaphitico-buccinatorius vom 3. Ast des Trigeminus, den Hyoglossus der N. hypoglossus, den Levator palati mollis und den Palatopharyngeus motorische Fasern vom Facialis und der R. pharyngobasilaris des N. glossopharyngeus, die Schliesser der Stimmritze der N. laryngeus inf. vom N. vagus.

Die an den Schluckakt anschliessende und durch ihn erregte Contraction der Speiseröhremuskeln erfolgt so, dass vom Schlund angefangen und bis zum Magen successive fortschreitend sich in regelmässiger Folge nacheinander die Zusammenziehung vollzieht, also gleichsam eine Contractionswelle allmälig vom Schlund nach dem Mageneingang abläuft. Eine solche ein Rohr entlang allmälig ablaufende Contraction nennt man eine peristaltische Bewegung.

Beim Trinken des Pferdes sieht man an der linken Seite des Halses dicht neben der Wirbelsäule, wo der Oesophagus nach Kreuzung mit der Luftröhre ganz oberflächlich liegt, eine Schlauchwelle von vorn nach hinten die Speiseröhre entlang laufen.

Es ist endlich bemerkenswerth, dass das Schlucken willkürlich oder unwillkürlich (reflectorisch) eingeleitet werden kann; aber auch wenn willkürlich begonnen, läuft der Schluckakt weiterhin unwillkürlich ab und kann durch unseren Willen nicht gehemmt werden.

Im ruhenden Zustand erscheint das Lumen der Speiseröhre auf dem Querschnitt nicht rundlich, sondern sternförmig. Um die Ausdehnung und Erweiterung des Oesophagus durch den hinabgleitenden Bissen zu ermöglichen, ist das Volumen der Mucosa grösser als das der sie nach aussen umgebenden elastischen und sehr dehnbaren Muskelhaut, daher sich jene in Falten legen muss. Die Speiseröhre besitzt eine äussere Schicht längsverlaufender und eine innere Schicht circulär verlaufender quergestreifter Muskelfasern. So lange die Speiseröhre am Halse verläuft, hat sie beim Menschen quergestreifte Muskelfasern, sobald sie die obere Brustapertur überschritten, glatte Muskelfasern. Beim Pferde finden sich in der Speiseröhre glatte Muskelfasern von der Höhe der Herzbasis ab, doch laufen noch zwei Spiraltouren quergestreifter Fasern um die glatten Fasern bis zum Ende der Speiseröhre hinunter. Die meisten übrigen Säugethiere haben quergestreifte Muskulatur bis hinunter zum Magen, nur beim Hunde finden sich quergestreifte und glatte Muskelfasern neben einander. Das Vorkommen quergestreifter Muskulatur ist deshalb bemerkenswerth, weil sie hier, wie auch beim Herzen (S. 27) unwillkürliche Bewegungen d. h. solche, die wir durch den Willen nicht beeinflussen können, vermittelt. Entsprechend dem allgemeinen Gesetze, dass die Bewegung der quergestreiften Muskulatur schnell auf ihren Höhepunkt ansteigt und auch schnell wieder nachlässt, während die glatten Fasern langsam und allmälig auf die Höhe der Zusammenziehung gelangen und ebenso wieder ganz allmälig in den Zustand der Ruhe zurückkehren, erfolgt beim Menschen und Pferde die Bewegung am schnellsten im oberen Theile der Speiseröhre, langsamer im unteren Theile. An dem Magenende, dem cardialen Theil, sind die Ringmuskeln zu einer starken Schicht entwickelt und bilden einen Schliessmuskel, den Sphincter cardiacus. Hier grenzt das geschichtete Pflasterepithel der Oesophagusschleimhaut in einem gezackten Rande an das Cylinderepithel des Magens, doch trifft dies nur für die Carnivoren und ferner für den Menschen und den Affen zu.

Magenverdauung. Wegen der hier vorliegenden, grundverschiedenen Verhältnisse ist der Magen der Carnivoren sowie der von Mensch und Affe einerseits, der der Herbivoren andererseits getrennt zu behandeln.

Bei den Carnivoren, beim Menschen und beim Affen besteht der Magen, von aussen nach innen betrachtet, zunächst aus der Peritonealschicht, dann einer Schicht von glatten längsverlaufenden, ferner einer Schicht von glatten circulärverlaufenden Muskeln, auf welche die bindegewebige Submucosa folgt, der die überaus dicht mit Drüsen besetzte Mucosa aufsitzt. Die Ringmuskelschicht ist am Magenausgang besonders stark entwickelt und bildet hier den Sphincter pylori. Die innere Oberfläche der Magenschleimhaut ist besonders im Fundus durch die Plicae villosae vermehrt; sie wird von dicht gedrängten, vertical stehenden Drüsen durchsetzt, welche einfach oder wenig zusammengesetzte tubulöse Drüsen sind. Das Cylinderepithel des Magens steigt nur in den Drüseneingang, etwa bis zu $^1/_4$—$^1/_3$ der Drüsenlänge, herab.

Man unterschied die Drüsen in der Gegend des Fundus als Labdrüsen von den Schleimdrüsen, welche in der Gegend des Pylorus liegen. Das Epithel der Schleimdrüsen ist von cylindrischer bis flaschenförmiger Gestalt. Die Labdrüsen, welche viel länger sind als die Schleimdrüsen und ein viel engeres Lumen haben, enthalten in der Axe dichtgedrängte kleine helle kernhaltige Zellen (Heidenhain's Hauptzellen) und daneben der Membrana propria anliegend, sie hier und da ausbauchend, nie aber bis in's Drüsenlumen reichend, kuglige grosse kernhaltige Zellen mit dunklem körnigen Inhalt, welche sich mit Carmin und Anilin tief roth resp. blau färben, die Labzellen (Heidenhain's Belegzellen). Hund, Schwein, Kaninchen haben lange Labdrüsen; Meerschweinchen, Maulwurf, Fledermaus kurze.

Nach Heidenhain besteht der Unterschied zwischen Pylorus- und Fundusdrüsen nur darin, dass die ersteren nur Hauptzellen, die letzteren Haupt- und Belegzellen enthalten. Er nennt deshalb die Pylorusdrüsen: einfache Magendrüsen, die Fundusdrüsen: zusammengesetzte Magendrüsen. Beim Menschen finden sich indess auch in den Pylorusdrüsen nach Stöhr Belegzellen.

Der Gewinnung des Magensaftes stellten sich früher grosse Schwierigkeiten in den Weg, weil vom nüchternen Magen kein Saft secernirt wird. Die Magendrüsen gerathen erst in Thätigkeit, wenn Speisen in den Magen gelangt sind oder sonst ein mechanischer oder chemischer Reiz auf dessen Schleimhaut wirkt: dann wird der vorher blassrothe Magen tiefroth, blutreich und es treten, wenn auch sehr langsame Bewegungen des Magens auf. Réaumur und Spallanzani suchten sich dadurch Magensaft zu verschaffen, dass sie an Fäden befestigte Schwämme von Hunden verschlucken liessen und den Inhalt der herausgezogenen Schwämme ausdrückten. Dann hat Beaumont (1834) bei einem canadischen Jäger St. Martin, der durch Schuss eine Verletzung der Bauch- und Magenwand mit nachfolgender Verlöthung beider, eine Magenfistel acquirirt hatte, Beobachtungen über den Magensaft angestellt. Und dieses gleichsam von der Natur gemachte Experiment brachte Blondlot (1843) auf den fruchtbringenden Gedanken, in analoger Weise bei Thieren, beim Hund künstliche Magenfisteln anzulegen. Mit Hilfe derselben sind erst gesicherte Kenntnisse über die Zusammensetzung des Magensaftes gewonnen worden. Der Magensaft wird nicht dauernd abgesondert, sondern nur auf mechanischen Reiz (Kitzeln mit einem Federbart) oder durch chemische Reize, von denen Aetherdämpfe sich am wirksamsten erweisen, oder durch den Reiz des hineingelangenden Futters. Im nüchternen Zustande ist die Magenoberfläche mit einem zähen Schleim bedeckt, der in der Regel alkalische bis neutrale Reaction gibt. Wird der Magen thätig, röthet sich seine Innenfläche, so sieht man zunächst helle Tröpfchen hervorquellen von neutraler bis schwach saurer Reaction, allmälig nimmt die Ausscheidung des Magensaftes und damit auch die Intensität der sauren Reaction zu. Der Magensaft von Carnivoren und vom Menschen reagirt energisch sauer. Er ist klar, farblos bis blassgrau, von fadem Geruch und Geschmack. Sein spec. Gewicht beträgt beim Menschen 1,002—1,003, beim Hund

1,005—1,009. Dem entsprechend enthält der Magensaft des Menschen wenig mehr als $^1/_2$ pCt., der des Hundes bis zu $2^1/_2$ pCt. feste Bestandtheile. Von den festen Stoffen sind die wichtigsten die freie Säure und ein Fermentstoff, das Pepsin. Die freie Säure ist, wie jetzt feststeht, Salzsäure, und zwar enthält der Magensaft des Menschen etwa 0,1—0,17 pCt., der Magensaft des Hundes bis zu 0,3 pCt. HCl. Von dieser abgesehen, finden sich darin noch 0,2 pCt. Chloride (NaCl, KCl, $CaCl_2$, NH_4Cl), ferner Phosphorsäure an Kalk, Magnesia und Eisen gebunden in Form der Monophosphate als $CaH_4(PO_4)_2$ u. s. w.

Methode der Fistelanlegung nach Cl. Bernard. Die Bauchhöhle wird in der Linea alba durch einen vom Proc. xiphoideus sterni beginnenden Schnitt eröffnet, ebenso eine hervorgezogene Falte der Magenwand von 3—4 Ctm. Länge, in diese ein Neusilberröhrchen mit einer, deren inneres freies Ende überragenden Randplatte, die sog. Canüle eingeführt, die Magenwunde um die Canüle festgebunden und die Canüle sammt dem Magen durch einige Nähte in die Bauchwunde fixirt. Damit die Canüle nicht in den Magen hineingleitet, wird auf den, zur Bauchwunde herausragenden Theil ein zweites Röhrchen aufgeschraubt, dessen Randplatte bis an die Bauchwandungen vorgeschoben den Contact des Magens mit der Bauchwand sichert.

Das Pepsin ist, wie die meisten thierischen Fermente ein eiweissähnlicher, nicht diffusibler Stoff; es zeigt eine sehr energische Wirkung auf Eiweiss, aber nur wenn zugleich freie Säure etwa in der Menge, wie im Magensaft vorhanden ist. Dass es bereits in der Magenschleimhaut präformirt ist, geht aus Versuchen von Eberle und Schwann hervor, nach denen man das wirksame Princip in Lösung erhält, wenn man die Oberfläche der Magenschleimhaut mit dem Messer abschabt und mit Wasser versetzt oder die abgezogene Schleimhaut fein zerschneidet und mit Wasser extrahirt. Indess haben diese Wasserauszüge den Nachtheil, dass sie leicht in Zersetzung übergehen. v. Wittich hat eine sehr empfehlenswerthe Methode angegeben, die Fermente mit Glycerin zu extrahiren, das zugleich conservirend wirkt, Fäulniss nicht aufkommen lässt. Am besten behandelt man die ausgewaschene und gut zerkleinerte Schleimhaut mit Alcohol und extrahirt dann das getrocknete und fein zerriebene Pulver mehrere Tage hindurch mit reinem Glycerin. Mit Hilfe solcher Verdauungsflüssigkeiten kann man ausserhalb des Organismus künstliche Verdauung anstellen. Zugleich ist letztere für das Studium von ausserordentlicher Wichtigkeit, weil es mit ihrer Hilfe am besten gelingt, die einzelnen Bedingungen, welche für den Verdauungsvorgang von Bedeutung sind, festzustellen. Da für alle Fermentationen das Optimum ihrer Wirksamkeit etwa bei Körperwärme liegt, so ist es vortheilhaft, das künstliche Verdauungsgemisch in ein Luft- oder Wasserbad zu bringen, dessen Temperatur auf 35—40° C. regulirt ist (Brütofen oder Thermostat). Je niedriger die Temperatur, desto mehr wird die Einwirkung des Fermentes verzögert, bis bei etwa —4° C. das Pepsin ab-

solut unwirksam wird. Wie alle Fermente, wirkt das Pepsin schon in den geringsten Mengen. Es lässt sich leicht zeigen, dass zwar das Pepsin das wirksame Princip ist, dass es aber zur Entfaltung der Wirksamkeit der gleichzeitigen Anwesenheit freier Säure bedarf. Es empfiehlt sich zu Versuchen gut ausgewaschene Fibrinflocken, noch besser gekochtes Fibrin oder Würfelchen von hartgekochtem Hühnereiweiss zu wählen, weil man an diesen schon mit blossem Auge den Auflösungsvorgang verfolgen kann. Fügt man zu einem wirksamen Glycerinextract Fibrinflocken, so erhält man ungeachtet mehrstündiger Digestion bei 40° C. keine Spur von Auflösung. Bringt man in eine 0,2 proc. Salzsäure etwas Fibrin, so sieht man dieses stark aufquellen, durchscheinend werden, aber auch nach mehrstündiger Digestion ist keine Lösung erfolgt; höchstens hat die Säure einen kleinen Theil in Acidalbumin (S. 12) verwandelt. Digerirt man endlich Fibrin mit 0,2 proc. Salzsäure, der man einige Tropfen eines Pepsinglycerinextractes hinzufügt, so wird in kurzer Zeit ein grosser Theil des Fibrins gelöst, und schon nach 1 bis 2 Stunden ist kaum noch ungelöstes Fibrin vorhanden. In dem Verdauungsgemisch findet sich einmal Acidalbumin oder Syntonin, das bei sorgfältigem Neutralisiren feinflockig ausfällt (daher auch als „Neutralisationspraecipitat" bezeichnet), dann aber eine von dem löslichen Eiweiss abweichende Modification, die auch in der neutralen Flüssigkeit gelöst bleibt und die man nach Lehmann als Pepton bezeichnet. Die Peptone unterscheiden sich von den Eiweisskörpern dadurch, dass sie in Wasser leicht löslich und diffusibel sind, in der Siedhitze nicht gerinnen, weder durch Mineralsäuren noch durch Essigsäure + Ferrocyankalium gefällt werden; nur Gerbsäure, Sublimat, Phosphorwolframsäure fällen das Pepton. Endlich ist es durch eine sehr scharf Farbenreaction ausgezeichnet: Versetzt man eine Flüssigkeit, die auch nur Spuren von Peptonen enthält, mit Natronlauge und fügt tropfenweise eine sehr dünne Kupferlösung hinzu, so erhält man in der Kälte eine tiefrothe bis purpurrothe Färbung, während gelöstes Eiweiss sich bei dieser Behandlung in der Kälte nur blau färbt (Pepton- oder Biuretreaction). Ausser Syntonin und Pepton findet sich nach E. Salkowski und Kühne noch ein eigenthümlicher Eiweisskörper, Hemialbumose (Propepton), welche in warmem Wasser klar löslich ist und die characteristische, sie von allen anderen Eiweissstoffen unterscheidende Eigenschaft zeigt, dass ihre durch wenig Salpetersäure bewirkte Fällung sich beim Erwärmen vollständig auflöst, um beim Erkalten wieder zu erscheinen; Salpetersäure im Ueberschuss löst die gefällte Hemialbumose wieder auf. Mit dem Pepton theilt die Hemialbumose die Farbenreaction auf Zusatz alkalischer Kupferlösung. Zu Anfang der Verdauung findet sich überwiegend Hemialbumose und wenig Pepton, mit der Dauer der Verdauung nimmt die Menge des ersteren ab und die des Pepton zu, und schliesslich findet sich nur wenig Hemialbumose neben viel Pepton. Es ergiebt sich somit als das Wesentliche der Peptonisirung: die Umwandlung geronnener oder in unlöslicher

Modification befindlicher Eiweisskörper in eine, in Wasser leicht lösliche Modification.

Milch wird vom Magensaft zum Gerinnen gebracht, das gelöste Alkalialbuminat, das Casein fällt im Magen flockig aus. Man bedient sich in der Praxis der Käsebereitung mit Vortheil der Methode, in die Milch die Magenschleimhaut eines jungen Kalbes, sog. Kälberlab hineinzuhängen. Dass es nicht, wie man vermuthen könnte, die freie Säure des Magensaftes ist, welche das nur durch die Alkalisalze der Milch in Lösung gehaltene Casein ausfällt, geht daraus hervor, dass auch von sorgfältig neutralisirtem Magensaft die Milch schnell zum Gerinnen gebracht wird. Da dieser Vorgang mit Fermentationen Aehnlichkeit hat (er wird durch mittlere Temperaturen begünstigt, erfolgt kaum, wenn man Magensaft auf 60°, sicher nicht, wenn man ihn auf 100° erhitzt hat), so spricht man von der Anwesenheit eines Labfermentes. Dies Ferment zeichnet sich durch seine grosse Empfindlichkeit schon gegen ganz verdünnte Alkalien aus, durch welche es zerstört wird, sodass es sich auch bei nachfolgender Neutralisirung unwirksam erweist. Wird auch die Milch durch neutralisirten Magensaft zum Gerinnen gebracht, so bedarf es doch zur Auflösung des Gerinnsels, zur Verdauung des gefällten Casein der vereinten Wirkung von Pepsin und freier Säure, also eines sauren Magensaftes; aus Casein entstehen so Syntonine und Peptone. Auch die im Pflanzenreich vorkommenden Eiweisskörper unterliegen in gleicher Weise der Einwirkung des Magensaftes.

Die Eiweisspeptone stimmen bezüglich ihrer Elementarzusammensetzung mit dem Eiweiss überein. Die zuerst von Hoppe-Seyler aufgestellte Hypothese, wonach das Pepton aus dem Eiweiss durch Hydration, durch Bindung von Wasser an's Molekül entsteht, ist neuerdings von Henninger und Fr. Hofmeister experimentell bestätigt worden. Durch Einwirkung wasserentziehender Agentien (Essigsäureanhydrid) gelingt es, Pepton in fällbares Eiweiss zurückzuverwandeln. Es reiht sich somit die Peptonisirung der Eiweissstoffe in Hinsicht ihres Zustandekommens den typischen Fermentationen ebenbürtig an; auch hier erfolgt die Umwandlung eines Stoffes durch die Einwirkung des Fermentes unter Aufnahme von H_2O in's Molekül (S. 110).

Die Ueberführung der Eiweisskörper in Peptone gelingt auch durch Salzsäure allein, und zwar schon durch Salzsäure von 0,4 pCt. bei 40—60° und mehrstündiger Digestion, ja schon durch anhaltendes Kochen mit Wasser oder Erhitzen mit Wasser unter stärkerem Druck. Die Bedeutung des Pepsinferments liegt also in einer Beschleunigung derjenigen Wirkung, welche ohne das Ferment vieler Stunden zu ihrem Zustandekommen bedarf. Der Pepsin- und Säuregehalt muss zu einander in einem bestimmten Verhältniss stehen; ist jener im Verhältniss zu diesem zu hoch, so scheint die verdauende Wirksamkeit beeinträchtigt.

Ueber die Wirkung des Pepsins im Verein mit freier Salzsäure ist man zu einer bestimmten Theorie nicht gelangt. Nur so viel ist sicher, dass die Salzsäure durch andere Säuren ersetzt werden kann, so durch Schwefel- und Milchsäure, ferner durch Phosphorsäure von 0,1—0,5 pCt., durch Essig-, Oxal- und Weinsäure von 1—5 pCt.

Leimgebende Substanz. Bindegewebe und Sehnen werden durch die verdünnte Säure des Magensaftes aufgelockert und zum Quellen gebracht; durch Salzsäure im Verein mit Pepsin werden sie erst nach längerer Zeit gelöst. Ist das Binde- oder Sehnengewebe zuvor gekocht und enthält somit schon Leim, dann wirkt der Magensaft schneller ein. Der Leim verliert sein Gelatinirungsvermögen (S. 104), sodass er auch in der Kälte nicht mehr erstarrt. Da die hierbei gebildeten Stoffe die Peptonreaction geben, spricht man von „Leimpeptonen" als den Umwandlungsproducten des Leims durch Magensaft.

Keine Wirkung äussert natürlicher oder künstlicher Magensaft auf: Fette, Horngewebe (Epidermis, Nägel, Haare, Wolle), stärkere elastische Membranen, Cellulose, Nuclein (S. 21) und Mucin (S. 114). Für das Elastin hat Etzinger gezeigt, dass es bei längerer Digestion mit Magensaft gelöst werden kann. Von dem in Form von Fettgewebe (Speck) eingeführten Fett werden durch den Magensaft die Wandungen der Fettzellen aufgelöst, sodass nunmehr das aus den Zellen freigewordene Fett zu grösseren Tropfen zusammenfliesst. Die rothen Blutkörperchen werden vom Magensaft aufgelöst, das Haemoglobin unter braunschwarzer Verfärbung in Hämatin und Globulin (S. 16) gespalten und letzteres weiterhin peptonisirt.

Einfach lösend wirkt Magensaft auf die in Wasser löslichen Kohlehydrate. Die Gummiarten können durch Behandlung mit Magensaft, ja selbst mit Magensaftsäure allein bei 40°, wie bei der Einwirkung verdünnter Säuren in der Wärme umgewandelt werden, wobei ein reducirender zuckerartiger Körper entsteht. Ferner löst der Magensaft Salze und vermöge seiner freien Säure phosphorsaure alkalische Erden. Kohlensaure Salze werden allmälig unter Entbindung von CO_2 zerlegt. So kann durch Magensaft die Knochenerde aufgelöst werden, welche ein Gemenge von phosphorsauren und kohlensauren Erden (hauptsächlich Kalk, in geringerer Menge Magnesia) mit kleinen Antheilen von Fluorcalcium ist. Alsdann kann die leimgebende Substanz der Knochen dem Angriff des Magensaftes unterliegen, insbesondere wenn sie durch Erhitzen mit Wasser in Leim übergeführt oder dieser Umwandlung näher gebracht ist.

Die Bildung des Magensaftes zerfällt in zwei getrennte Akte, in die Zuführung von Rohmaterial durch das Blut zu den Secretionsstätten, wofür die lebhafte Röthung der Magenschleimhaut mit Beginn der Secretion spricht, und in die chemische Umwandlung eines Theiles desselben zu den specifischen Magensaftbestandtheilen durch die Drüsenzellen. Heidenhain sucht in den Hauptzellen die Bildungstätten des Pepsin und führt als Beweis dafür an, dass gerade die Hauptzellen während der einzelnen Verdauungsperioden ein anderes Aussehen als im nüchternen Zustand besitzen. Beim hungernden Thiere überwiegen die hellen Hauptzellen bei weitem über die körnigen Belegzellen an Zahl; sobald die Magenverdauung in Gang kommt, nehmen die Belegzellen an Menge zu und umgekehrt die Hauptzellen an Menge ab. Hieraus ergibt sich der Schluss, dass die grossen körnigen Belegzellen bei der Verdauung aus den hellen Hauptzellen sich

bilden, dass aber im Hungerzustand diese Umwandlung kaum statthat. Auch in den Pylorusdrüsen, deren Epithel den Hauptzellen ähnlich ist, welche aber keine Belegzellen enthalten, wird Pepsin bereitet. In die Belegzellen verlegt Heidenhain die Säurebildung. An mehreren Hunden gelang es ihm, bald den Fundustheil, bald den Pylorustheil vom Magen abzutrennen und als einen vom übrigen Magen isolirten Blindsack in die Bauchwunde einzuheilen. Der Fundusblindsack secernirte dann einen, Pepsin und freie Säure (bis zu 0,5 pCt. HCl) enthaltenden Saft, der Pylorusblindsack einen zähen alkalischen Saft, der nach Zusatz von 0,1 proc. HCl Fibrin schnell verdaute, also pepsinhaltig ist. Da nun die Fundusdrüsen Haupt- und Belegzellen enthalten, so können nach Heidenhain die Hauptzellen nur Pepsinbildner, die Belegzellen nur Säurebildner sein. Schon die Thatsache, dass aus dem alkalischen Blut ein saures Secret gebildet wird, spricht für die specifische Thätigkeit der Drüsenzellen. Brücke hat constatirt, dass die saure Reaction auf die Oberfläche der Labdrüsen beschränkt ist; die untere Hälfte der Labdrüsen zeigt stets neutrale bis alkalische Reaction. Es muss also die in den Drüsenzellen gebildete Säure etwa in dem Maasse, als sie entsteht, sogleich aus den Drüsen ausgestossen werden.

Warum verdaut sich der Magen nicht selbst? Dass das lebende Gewebe nicht vor dem Angriff durch den Magensaft schützt, geht nach Cl. Bernard und Pavy daraus hervor, dass die Schenkel eines lebenden Frosches oder das Ohr eines lebenden Kaninchens, in die Magenfistel eingeführt, theilweise der Auflösung anheimfallen. Mit Pavy und Virchow sucht man den Schutz gegen die Selbstverdauung darin, dass die Alkalescenz des ständig zuströmenden Blutes die Säure des Magensaftes abstumpfe und ihm so die Verdauungskraft raube, daher findet man auch nach Unterbindung oder nach Verstopfung der Magengefässe eine Verdauung, eine „Erweichung“ des Magens. Nach dem Tode, wo die Zufuhr alkalischer Säfte sistirt ist, tritt daher, begünstigt durch die hohe Temperatur, ergiebige Selbstverdauung der Magenwand ein, die nicht selten zur Berstung derselben und zur consecutiven Anätzung der benachbarten Gebilde: Leber, Milz, selbst Zwerchfell durch den direkt austretenden oder nur diffundirenden sauren Mageninhalt führt.

Verdauungsvorgänge und Bewegungen des Magens der Carnivoren. Sind die verschlungenen, nur grob zertheilten Fleischstücke in den Magen gelangt, so beginnt in dem Maasse, als die Anfüllung des Magens zunimmt, der nunmehr lebhaft geröthete Magen saures Secret auf die Oberfläche seiner Schleimhaut zu ergiessen. Zugleich beginnt der im nüchternen Zustand träge Magen sich infolge des Reizes seitens der Speisetheile und wohl auch des sauren Magensaftes zu bewegen; nach den Beobachtungen von E. Schütz erfolgen allseitige Contractionen der Ringmusculatur sowie von der Cardia nach dem Pylorus fortschreitende verticale Einschnürungen, dann wird der Pylorustheil durch Contraction des Sphincter fest verschlossen und durch Contraction der Längsmuskeln verkürzt. Im nüchternen Zustande sieht die kleine Curvatur des Magens nach dem Kopfende, die grosse Curvatur nach dem Schwanzende des Hundes. Der gefüllte Magen dreht sich derart um eine durch die kleine Curvatur gedachte Axe um etwa 90°, dass die grosse Curvatur nach der

Bauchfläche, die kleine Curvatur nach der Rückenfläche des Thieres sieht. Die Contractionen der Magenmuskulatur haben zur Folge, dass der Mageninhalt von der Cardia längs der grossen Curvatur zum verschlossenen Pylorus und von dort entlang der kleinen Curvatur fortbewegt wird und gleichzeitig eine möglichst ausgiebige Durchmischung des Speisebreies stattfindet, indem successive andere Speisetheile mit der, Magensaft secernirenden Oberfläche in Berührung kommen. Unter der Einwirkung des Magensaftes werden nun die Speisetheile von der Oberfläche her allmälig verflüssigt, ihr Eiweiss in Syntonin, Hemialbumose und Pepton, ihr Bindegewebe besonders, wenn es durch vorheriges Kochen in Leim verwandelt ist, in Leimpeptone übergeführt u. s. f. Die Magenverdauung beginnt alsbald nach dem Eintritt der Speisen in den Magen, erreicht um die 2. Stunde danach ihr Maximum, nimmt von da bis gegen die 9. Stunde ab, um gegen die 12. Stunde ihr Ende zu erreichen. Im Mageninhalt findet man Peptone um die Hälfte bis das Zweifache der Menge nach reichlicher als unverändertes Eiweiss. Wie es scheint, öffnet sich von Zeit zu Zeit, etwa in dem Maasse, als eine bestimmte Menge verflüssigten Inhaltes sich im Magen angehäuft hat, der Pylorus vorübergehend, um einen Theil davon in den Dünndarm übertreten zu lassen. Der Rest unterliegt weiter der Einwirkung des Magensaftes, bis dann schliesslich gegen die 12. Stunde nach der Mahlzeit der Pylorus definitiv eröffnet wird, um den ganzen Rest des Speisebreies in den Dünndarm übertreten zu lassen. Dieser also erweichte oder verflüssigte Brei, der noch feste Theile enthält, nämlich von denjenigen Bestandtheilen herrührend, welche vom Magensaft wenig oder schlecht angegriffen werden, so das ungekochte Bindegewebe, das Gewebe der Sehnen und Gefässe u A. oder selbst Reste von Fleischstücken, welche während ihres Aufenthalts im Magen noch nicht gelöst sind, heisst: Chymus, und der Process der Verflüssigung im Magen: Chymification.

Untersucht man den Mageninhalt nach Fleischfütterung mikroskopisch, so sieht man das zwischen den Muskelfasern befindliche Bindegewebe unter der Einwirkung der Salzsäure aufgequollen; die Muskelfaser zerfällt der Quere nach in die Muskelscheiben, Bowman's discs, worauf wir bei der feineren Zusammensetzung des Muskels näher eingehen werden. In Wirklichkeit geschieht dies nur an kleinen Fleischstückchen. Das Fett des Fleisches schwimmt nach Auflösung der dasselbe umschliessenden Zellwandungen in grösseren Tropfen auf dem flüssigen Mageninhalt. Wird Fleisch küchengerecht behandelt, gekocht oder gebraten, sodass dadurch das Bindegewebe gelockert und im Leim übergeführt wird, so erfolgt die Auflösung durch den Magensaft schneller. Um Fleisch leicht verdaulich zu machen, muss man es in möglichst grosser Oberfläche dem Magensaft darbieten d. h. fein zertheilt als gehacktes oder gewiegtes Fleisch. — Im Mageninhalte auch gesunder Menschen und Thiere findet sich häufig ein pflanzlicher Parasit, die Sarcina ventriculi, zuerst von Goodsir gefunden, aus quadratischen Zellen bestehend, zumeist in Haufen von 8, 16 u. s. f., die regelmässig in Päckchen neben-, über- und untereinander angeordnet sind.

Wird ein Carnivore mit Milch gefüttert, so gerinnt zunächst, wie bei dem Versuche mit künstlichem Magensaft (S. 124) das Casein gallertig, um dann allmälig zu Peptonen gelöst zu werden. Die vom Caseingerinnsel eingeschlossenen Fettkügelchen fliessen dann zu grossen Fetttropfen zusammen. Bei reichlicher Milchzufuhr bleibt ein Theil des Casein ungelöst und tritt die Fettkügelchen im Gerinnsel einschliessend in gallertiger Form in den Dünndarm über. Gibt man einem Hund Knochen, so sieht man, wenn diese fein zerbissen oder zerkaut worden sind, kleine Knochentheilchen zum Theil zerbröckelt, zum Theil verflüssigt im Mageninhalt. Durch die Säure wird die erdige Grundlage des Knochens von der Oberfläche her angegriffen und der so freigelegte Knochenknorpel allmälig langsam gelöst; die Knochenstücke erscheinen daher an der Oberfläche wie zernagt.

Gibt man dem Carnivoren Vegetabilien, z. B. Brod oder gekochte Kartoffeln, in denen der aus Pflanzeneiweiss (Kleber) und Amylum hauptsächlich bestehende Inhalt der durch die Zubereitung grossentheils gesprengten Cellulosekapseln freiliegt, so wird der Kleber zum Theil in Pepton übergeführt, das Amylum nur wenig verändert, höchstens durch die längere Digestion mit schwacher Salzsäure z. Th. in lösliche Stärke übergeführt. Durch eine Nachwirkung des in den Magen gelangten Speichels kann beim Hund eine Umwandlung nicht zu Stande kommen, einmal weil der Speichel des Hundes diastatisch so gut wie unwirksam ist (S. 115) und dann, weil die Wirkung der Speicheldiastase durch einen Gehalt an freier Säure, wie er sich im Hundemagen findet, sistirt wird. Gibt man einem Fleischfresser Vegetabilien, in denen die Cellulosekapseln weder durch Kauen noch durch die Zubereitung gesprengt sind z. B. rohe Kartoffeln, Hülsenfrüchte, grüne Gemüse, so sieht man diese grossentheils unverändert in den Darm übertreten. Es kann nur in so weit eine Einwirkung des Magensaftes erfolgen, als derselbe durch die Zellhüllen in das Innere einzudringen und den Inhalt auszulaugen vermag.

Ausser dem theils breiigen, theils flüssigen Inhalt finden sich im Magen constant geringe Mengen von Gasen, von der mit dem Speichel verschluckten Luft herrührend und durch die mit Gasentwickelung verbundene Umsetzung der Speisen im Magen zum Theil verändert. Nach Fleischkost fand Planer im Hundemagen: 67 pCt. N, 6 pCt. O und 27 pCt. CO_2, nach längerer Fütterung mit Hülsenfrüchten nur Spuren von O. Die freie Säure des Magensaftes verhindert die mit Entwicklung von Wasserstoff verbundene Buttersäuregährung der Kohlehydrate, die jedesmal zu Stande kommt, sobald es an freier Säure fehlt (S. 135).

Bei den Omnivoren, welche wie der Mensch und der Affe einen diastatisch wirksamen Speichel haben, könnte man zwei Zeiten der Magenverdauung unterscheiden: eine erste jedenfalls nur sehr kurz dauernde, in welcher der heruntergeschluckte Speichel seine Wirkung auf das gequollene Amylum noch auszuüben vermag, und ein zweites Stadium der Peptonisirung; während des letzteren ist die Einwirkung der Speicheldiastase auf den Stärkekleister durch die nunmehr stark saure Reaction des Magensaftes und -Inhaltes aufgehoben. Beim Menschen verläuft die Verdauung von Fleisch, Milch, Brod und gekochten Kartoffeln, soweit darüber gelegentliche Beobachtungen und Erfahrungen an spontan entstandenen oder zum Zweck der Ernährung bei unwegsamer Speiseröhre künstlich angelegten Magenfisteln vorliegen, ganz analog, wie

dies bei den Carnivoren erörtert worden ist. Im Mittel einer Reihe von Bestimmungen an Magenfisteln oder an dem ausgepumpten Mageninhalt beim Menschen enthält der Magensaft 0,1—0,19 pCt. HCl, und zwar nimmt ähnlich wie beim Hund der Säuregrad mit der Dauer der Verdauung zu, sodass er nach 2 Stunden fast 3mal so gross ist, als einige Zeit nach Beginn der Secretion. Gelangt im Verlauf der Verdauung der Säuregrad des Magensaftes auf etwa 0,05 pCt., was beim Menschen in der Regel schon etwa ½ Stunde nach der Nahrungsaufnahme der Fall ist, so findet eine weitere Einwirkung der Speicheldiastase auf gequollene Stärke nicht mehr statt. Bei reiner Fleischnahrung findet sich beim Menschen im Mageninhalt nur Salzsäure, bei gemischter Kost neben Salzsäure nicht unerhebliche Quantitäten von Milchsäure und von flüchtigen Säuren (Essigsäure, Buttersäure).

Unter den Omnivoren ist das Schwein dadurch bemerkenswerth, dass sein Magen aus zwei ungleich grossen Abtheilungen (der rechte und der linke Sack) besteht, welche von einander durch eine Einfurchung der Magenwand getrennt sind. An der Schlundöffnung findet sich eine Schleimhautduplicatur in Form einer halbmondförmigen Klappe, die etwa ein Drittel des Lumens verschliesst. Die Schlundpartie (Regio oesophagea) zeigt rein cutanen Character: einen Papillarkörper und geschichtetes Pflasterepithel. Der an der Cardia befindliche linke Blindsack (primärer Cardiasack) hat noch einen kleinen rundlichen Anhang (secundärer Cardiasack); nur die Schlundpartie (Regio oesophagea) ist von Drüsen frei. Im rechten Sack liegen nach Ellenberger die eigentlichen Fundusdrüsen, deren Lumen stets von Hauptzellen begrenzt ist, während die Belegzellen ausserhalb jener liegen, sodass dadurch der Drüsenschlauch mit mehr oder weniger kugligen Ausbuchtungen versehen ist, welche mit enger Oeffnung in das Hauptrohr einmünden; die Pylorusdrüsen enthalten nur Hauptzellen. Am reichsten an Säure, Ferment und Mucin ist die eigentliche Belegzellregion.

Der Magen der Einhufer (Pferd, Esel) nimmt unter allen Herbivoren eine Ausnahmestellung ein. Während der Magen eines kleinen Hundes 2 Liter, der eines sehr grossen Hundes 6 Liter und darüber fassen kann, finden wir beim Pferde, obwohl einem der grössten Pflanzenfresser, einen einfachen Magen, der zwischen 10 und 18 Liter Inhalt fasst, also eine im Verhältniss zu der Grösse und dem Gewicht des Pferdes und den von ihm aufgenommenen Futtermengen erstaunlich geringe Capacität. Abgesehen hiervon, ist ein weiterer Unterschied dadurch gegeben, dass der wirkliche Drüsenmagen beim Pferd nur aus der rechten Magenhälfte besteht. Die linke Magenhälfte, der Schlundsack, hat keine sammetartige Schleimhaut und keine Drüsen, sondern nur derbe Zotten, welche von geschichtetem Pflasterepithel überzogen sind, daher dieser Theil des Magens ein weisses sehnig glänzendes Aussehen, wie die innere Fläche der Speiseröhre hat. Es ist also die linke Magenhälfte beim Pferde gewissermassen ein Vormagen, die rechte der eigentliche d. h. Pepsin und Salzsäure secer-

nirende Labmagen. Die Säure besteht nach Ellenberger und Hofmeister hauptsächlich aus Salzsäure (0,05—0,2 pCt.) und Spuren von Milchsäure; zu Beginn der Magenverdauung ist letztere reichlicher vorhanden. So lange der Säuregehalt 0,05 pCt. nicht überschreitet, kann die Speicheldiastase, im Verein mit dem von jenen Autoren in Körnerfrüchten (Hafer) gefundenen diastatischen Ferment, ihre Nachwirkung üben, sodass günstigen Falles $^2/_5$ der eingeführten Stärke in Zucker umgesetzt werden. Erst dann beginnt die Pepsinverdauung und erreicht nach 3—6 Stunden ihren Höhepunkt. Ferner besteht ein Unterschied zwischen den Carnivoren und den Einhufern in Bezug auf die Insertion der Speiseröhre und den Abgang des Pylorus. Beim Pferd liegen beide dicht neben einander etwa in der Mitte des Magens. Auch ist der Pylorus des Pferdes nur locker geschlossen, die peristaltischen Bewegungen des Magens führen von Zeit zu Zeit einen Theil des Inhalts heraus; nach 6 bis 14 Stunden wird der gesammte Mageninhalt ausgestossen. Wegen seiner geringen Capacität kann der Magen des Pferdes das ganze Futter einer Mahlzeit nicht fassen. $2^1/_2$ Kgrm. Heu, die Menge, die in der Regel als eine Ration gefüttert wird, werden in der Maulhöhle mit dem Vierfachen ihres Gewichtes (S. 116), also mit 10 Kgrm. Speichel versetzt. Das Volumen beider füllt schon, ohne dass Tränkwasser gereicht wird, den Magen des Pferdes mehr als aus; es muss also schon während der Mahlzeit der zuerst in den Magen hinuntergelangte Futterantheil von dem zuletzt nachrückenden Futter nach dem Dünndarm verdrängt werden. Es hat deshalb die Darreichung eines concentrirten Futtermittels, wie Hafer den Vortheil, dass, da das Volumen einer Futterration geringer ist (1 Kgrm.) und auch nur die gleiche Speichelmenge hinzugeben wird, der Speisebrei längere Zeit im Magen verweilen und einer tiefer greifenden Einwirkung seitens des Magensaftes unterliegen kann. Der kürzere Aufenthalt des Futters im Magen ist höchst wahrscheinlich der Grund, weshalb Pferde Fleisch schlecht verdauen. Werden Fleischstücke von Pferden fein zerkaut, so reicht selbst die kurze Zeit ihres Aufenthaltes im Magen aus, um den grössten Theil des Fleisches zu chymificiren; die Steppenpferde sind ja auch häufig auf Fleischnahrung angewiesen.

Bei den kleinen Herbivoren, Kaninchen und Meerschweinchen sind die Magenbewegungen so träge, dass der Inhalt sehr lange Zeit im Magen stagnirt. Ferner geht bei sämmtlichen Herbivoren, insbesondere auch beim Pferd, die Speiseröhre scharf abgeschnitten in den Magen über, und gerade der cardiale Theil ist durch seinen Sphincter fest geschlossen. Dagegen geht der Magen trichterförmig in den Pylorus über, der ziemlich dicht neben der Cardia liegt. Bei den Carnivoren geht dagegen die Speiseröhre mit einer allmäligen Erweiterung in den Magen über, sodass von der Magenhöhle aus betrachtet die Speiseröhre einen Trichter bildet. Der cardiale Sphincter schliesst nur locker, der von der Cardia weit entfernt gelegene Pylorus dagegen geht ziemlich scharf abgeschnitten in das Duodenum über, der Sphincter pylori schliesst ausserordentlich fest. Im Zusammenhang mit

diesen Verschiedenheiten am cardialen und Pylorustheil steht es, dass die Herbivoren z. B. die Einhufer (Pferd, Esel) ausserordentlich schwer, das Schwein nur mit grosser Anstrengung, die Nagethiere (Kaninchen, Hase, Meerschweinchen, Maus) überhaupt nicht erbrechen, während die Carnivoren leicht und der Mensch ziemlich leicht erbricht.

Als Erbrechen bezeichnet man diejenige abnorme Bewegung des Magens, wodurch dessen Inhalt unter Eröffnung der Cardia in die Speiseröhre hinauf geworfen und von dort nach aussen entleert wird. Brechbewegungen können auf verschiedene Weise veranlasst werden: durch Ueberfüllung des Magens, durch Reizung der Schleimhaut des Darmtractus im ganzen Verlauf von der Mundhöhle bis zum Dickdarm, durch Reizung des Tractus urogenitalis, vom Gehirn aus (es sind dies sämmtlich Einflüsse, welche vom Gehirn aus wirken und die wir später genauer kennen lernen werden), endlich durch Einführung gewisser Stoffe in den Magen oder in's Blut, welche wegen dieser ihrer Wirkung „Brechmittel" genannt werden, so Brechweinstein, Brechwurzel, Kupfer- und Zinksulphat u. A. m. Das Erbrechen kommt dadurch zu Stande, dass durch die Wirkung der Bauchpresse d. h. die gemeinschaftliche und gleichzeitige energische Zusammenziehung des Zwerchfells und der Bauchmuskeln (S. 93) der Inhalt der Bauchhöhle zusammengedrückt wird. Ferner zieht sich der Magen selbst zusammen, wodurch einmal der Druck auf den Inhalt verstärkt, sodann, was besonders wichtig, der Pylorus fest verschlossen wird. Ausserdem wird nach Schiff durch Contraction des unteren Theiles der Längsfasern des Oesophagus die Cardia aktiv erweitert. Die Betheiligung der Magenmuskulatur beim Erbrechen ergibt die Betastung des Magens eines erbrechenden Hundes mittels des durch eine angelegte Oeffnung der Bauchwand eingeführten Fingers, ferner die Erfahrung, dass nach Durchschneidung der Nerven, welche zu der Magenmuskulatur treten, der Nn. vagi, Erbrechen nur unvollkommen erfolgt. Beim Pferd liegen nun Pylorus und Cardia resp. Oesophagus so dicht bei einander, dass der Druck seitens der Bauchpresse und der Magenwand auf beide gleich wirkt. Da nun der Pylorus nur locker, der Cardialtheil aber vermöge der eigenthümlichen Sphincterenbildung sowie der bei der Contraction des Magens sich daselbst bildenden Schleimhautduplicatur sehr fest geschlossen ist, da endlich der Magen der Bauchwand nicht anliegt, so wird der Druck auf den Mageninhalt zur Folge haben, dass derselbe durch den Pylorus in das Duodenum hineingepresst und so eine Entleerung von Darminhalt, von Koth, eine Dejection bewirkt wird, dagegen keine Entleerung nach oben, kein Erbrechen. Die angeführten Momente machen es auch begreiflich, dass beim Pferde Erbrechen möglich wird, sobald eine Ruptur der Magenmuscularis eingetreten ist. Bei den Carnivoren dagegen und beim Menschen, bei denen der Magen trichterförmig in die Cardia übergeht, der Cardialtheil nur locker, der von der Cardia entfernte Pylorus fest geschlossen ist, muss der allseitige Druck der Bauchpresse eine Entleerung des Mageninhalts nach oben, Erbrechen, und da der Darminhalt infolge des Verschlusses am Pylorus

nicht nach oben ausweichen kann, auch meist eine Entleerung nach unten, eine Dejection zur Folge haben. Je grösser der Blindsack des Magens ist, um so schwerer wird dessen Inhalt durch Erbrechen entleert; deshalb erbrechen kleine Kinder, an deren Magen kaum noch ein Fundus entwickelt ist, viel leichter als Erwachsene. Ist unter der Wirkung der Bauchpresse „des Brechstosses" ein Theil des Mageninhalts durch die geöffnete Cardia in die Speiseröhre hineingeworfen, so contrahirt sich letztere gleichzeitig in ihrer ganzen Länge, sodass der Mageninhalt im kräftigen Strahl zur Mundhöhle herausgeschleudert wird. In der Zwischenzeit contrahiren sich die Gaumenbögen und das Gaumensegel und schliessen den Zugang zu den Choanen ab, der Kehldeckel legt sich auf den Kehlkopf, die Stimmritze wird geschlossen, es erfolgen also dieselben Bewegungen wie beim Schling- und Schluckakt (S. 118), nur in umgekehrter Reihenfolge. Dem Brechstoss schliessen sich zumeist wellenförmige „antiperistaltische" Zusammenziehungen der Speiseröhre an. Erst wenn man beim Pferde die Cardia und beide Spiraltouren der Speiseröhrenmuskulatur (S. 120) durchschnitten und damit den Verschluss der Cardia aufgehoben hat, tritt Erbrechen ein, aber zugleich mit Entleerung durch den stets locker geschlossenen Pylorus. Kommt es daher beim Pferd zum Erbrechen, so ist der vereinigte Druck der Bauchpresse und der Magenmuskulatur selbst meist so heftig, dass der Magen reisst.

Als die verwickelteste Magenanlage stellt sich der Magen der Wiederkäuer: Rind, Kalb, Hammel, Schaf, Ziege, Lama, Hirsch, Reh, Gemse, Elenthiere, Kameel, Dromedar, Giraffe, Antilope u. A. dar. Der Wiederkäuermagen, das grösste Organ des Körpers besteht aus vier gesonderten, aber mit einander in Verbindung stehenden Theilen: der Pansen (Rumen), die Haube oder der Netzmagen (Reticulum), der Psalter (Omasus) und der Labmagen (Abomasus). Nur der letztere besitzt Drüsen, ist also dem Drüsenmagen der Carnivoren, Omnivoren und der Einhufer vergleichbar.

Der Pansen ist die geräumigste Abtheilung; beim Rind soll er rund 100 Liter fassen; beim Schaf hat er nach Ellenberger und Hofmeister eine Capacität von nur 4 Liter.

Die Schleimhaut besteht aus einer sehr dicken elastischen Bindegewebsgrundlage mit groben derben Papillen von 3—9 Mm. Höhe, überzogen von einem stark geschichteten Pflasterepithel, sodass sie so gut wie verhornt ist Am vorderen und hinteren Pfeiler findet sich eine beträchtliche Verdickung der glatten Muskeln. Die Pfeiler springen auch in's Lumen vor und scheiden dadurch den Sack des Pansen in eine rechte und linke Hälfte.

Der Pansen steht durch eine grosse, weite Oeffnung mit dem zweiten Magen, der Haube in Verbindung. Die Capacität der Haube ist selbst beim Rind nur auf 2 Liter zu veranschlagen und beträgt beim Schaf nur $^1/_5$ Liter. Ihre Muskulatur ist mächtiger als die des Pansens; es finden sich hier auch quergestreifte rothe Muskelfasern.

Beim Rind verläuft rothe Muskulatur durch die ganze Speiseröhre und strahlt von da auf die Haubenwand aus; die Haube kann sich daher kräftiger und schneller zusammenziehen als der Pansen. Die bindegewebige Grundlage der Haubenschleimhaut ist ebenso derb, wie die des Pansens, auf ihrer Oberfläche trägt sie 1 bis $1^1/_2$ Ctm. hohe Falten, welche mit einander communicirend polyedrische Räume, mehrere Hunderte von Zellräumen, gleichsam Taschen bilden; diese stellen, da ihre Scheidewände Muskelfasern enthalten, contractile Räume dar. Papillen, aber viel feiner und kleiner als im Pansen, stehen hier recht dicht, ebenso ist das Epithel geschichtetes Pflasterepithel, nur weniger derb als im Pansen.

Die Haube hat drei Oeffnungen: eine grosse gegen den Pansen, eine zweite enge kleine Oeffnung führt in den Psalter. Letztere, an der sich auch ein Sphincter findet, ist verengt durch zottige Gebilde, grosse mit breiter Basis aufsitzende hornige Papillen, welche gewissermassen ein Gitterwerk vorstellen für das, was von der Haube in den Psalter übertreten soll. Die dritte Oeffnung ist eine zweite Einmündung der Speiseröhre, welche gleichzeitig in die am oberen Ende des Pansen zu seiner Rechten gelegenen Haube mündet. Der Psalter, bleibt in seiner Capacität erheblich hinter dem Pansen zurück, hat auch eine dünnere Wandung als dieser. Die eine enge Oeffnung des Psalters führt zur Haube, die zweite in den Labmagen.

Die Schleimhaut trägt dünne Duplicaturen, welche in's Lumen weit hervorragen, die sog. Blätter; sie ist drüsenfrei, mit kleinen knopfförmigen Papillen besetzt und mit einem geschichteten Pflasterepithel überzogen. Nach Ellenberger enthält die Psalterwand eine aus glatten Muskelfasern bestehende starke Längs- und Kreisfaserschicht. Die letztere setzt sich in die Blätter fort, die Centralmuskulatur derselben bildend, die Seitenmuskulatur der Blätter wird von Fortsetzungen der Muscularis mucosae hergestellt. Beim Kameel sind die Blätter eben nur als kleine Längsfalten angedeutet.

Im Labmagen findet sich in seiner ganzen Ausdehnung eine sammetartige feuchte Schleimhaut, welche die Drüsen, Schleim- und Labdrüsen, dicht gedrängt trägt und mit Cylinderepithel ausgekleidet ist.

Das untere Ende der Speiseröhre mündet direct in den Pansen, seitlich tritt aber von ihr eine Hohlrinne ab, eine Röhre, welche ihrer ganzen Länge nach gegen den Hohlraum der Haube aufgeschlitzt ist, sodass dadurch zwei Lippen gebildet werden. Sie verläuft über die Innenwand der Haube und endet da, wo der Psalter sich ansetzt. Von da bis zur nahen Psalterlabmagenöffnung verläuft eine seichtere Rinne. Der Weg von der Speiseröhre zum Labmagen durch die Schlundrinne und deren Fortsetzung ist ein sehr kurzer. Die beiden ersten Mägen sind als divertikelartige Ausstülpungen der unteren und der Psalter als solche der oberen Schlundwand aufzufassen, daher ist die Schlundrinne vom Pansen bis zum Anfang des Psalters nach unten, im letzteren aber nach oben offen. Welches ist nun die Bedeutung der Schlundrinne? Die festen, zer-

kauten und eingespeichelten Futtermassen werden, sobald sie eine gewisse Consistenz besitzen, vermöge der Schwere durch die gerade absteigende Speiseröhre in den Pansen heruntergleiten. Anders steht es aber mit Flüssigkeiten oder sehr flüssigem Speisebrei. Bekanntlich adhäriren Flüssigkeiten der Röhrenwand, die sie benetzen. Es wird daher wohl ein Theil der Flüssigkeit, des Tränkwassers der Schwere folgend in den Pansen fallen, ein anderer Theil wird vermöge der Adhäsion der Wandschicht und der Cohäsion der nächsten Flüssigkeitsschichten an die Wandschicht der Wandung der Schlundrinne folgen und darin weiter geführt werden können. Je weiter aber Flüssigkeit in der Hohlrinne herunterläuft, desto mehr wird über die Lippen der Rinne hinweg in die Haube fallen. Je zäher die breiige Flüssigkeit ist, welche die Schlundrinne heruntergleitet, desto grösser ist die Adhäsion und desto grösser die Menge, welche bis zur Psalterhaubenöffnung gelangen kann. Das Dromedar und Lama haben nur eine Lippe in der Schlundrinne, beim Kameel ist eine Lippe erheblich schwächer als die andere. Dass feste Substanzen ohne Weiteres durch die Speiseröhre in den Pansen fallen, leuchtet ein.

Verdauung im Pansen. Das Rind speichelt beim Wiederkauen viel reichlicher als beim Kauen. Es nimmt pro Tag etwa 15 Kgrm. Heu auf und gibt dazu das 4fache (S. 116), also 60 Kgrm. Speichel, ausserdem braucht es 15—25 Liter Trinkwasser, so dass ziemlich 100 Kgrm. pro Tag in seinen Magen gelangen. Diese kann aber in der Regel der Pansen allein fassen. Im Pansen findet man alkalische, neutrale oder schwach saure Reaction des Inhaltes; die Alkalescenz des verschluckten Speichels kann einmal durch das Pflanzenfutter, dessen wässeriger Auszug meist neutral bis schwach sauer reagirt, sodann durch Gährungsprocesse, welche mit Bildung von Säuren einhergehen (S. 135), überboten werden. Je mehr sich die Futtermassen mit Wasser imbibiren, desto mehr sinken sie im Pansen herunter, darüber sammelt sich der flüssige Inhalt an und kann, sobald er bis in das Niveau der Psalterhaubenöffnung gelangt, in die Haube überfliessen. Am Pansen sieht man stets wurmförmige Bewegungen ablaufen, besonders mächtig da, wo die Pfeiler sich befinden. Dadurch wird der gesammte Inhalt möglichst allseitig durch einander gerührt.

Durch den reichlichen Wassergehalt und die hohe Temperatur begünstigt, unterliegen die Futtermassen im Pansen zunächst der Maceration, sie werden durchweicht, gelockert, mürbe gemacht und diejenigen Stoffe extrahirt, welche durch Wasser in Lösung übergeführt werden. Bei denjenigen Widerkäuern, welche wie Rind und Schaf einen diastatisch wirksamen Speichel haben, kann auch eine Umwandlung der Stärke in Zucker erfolgen. Nun werden aber mit den Futterstoffen reichlich kleinste Organismen aus der Luft eingeführt, Hefezellen, Fäulnisskeime etc., welche im Pansen den geeigneten Boden zur Anregung der ihnen specifischen Fermentationen und chemischen Umsetzungen finden. In der That trifft man im Pansen eine grosse Zahl von Fäulnissorganismen und Infusorien an, welche sich

nur im Pansen aufhalten. Von fermentativen Processen begegnet man im Pansen der Alkoholgährung, welcher das Dextrin und der Zucker unterliegt (S. 109), ferner der Milchsäure- und Buttersäuregährung der Kohlehydrate. Bei der Milchsäuregährung zerfällt Zucker glatt in Milchsäure

$$\underset{\text{Zucker}}{C_6H_{12}O_6} = 2\ \underset{\text{Milchsäure}}{(C_3H_6O_2)}.$$

Daher findet man die Reaction des Panseninhaltes nur selten alkalisch bis neutral, zumeist infolge von Milchsäurebildung sauer. Bei der Buttersäuregährung

$$\underset{\text{Zucker}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{Buttersäure}}{C_4H_8O_2} + 2\ \underset{\text{Kohlensäure}}{CO_2} + 4\ \underset{\text{Wasserstoff}}{H}$$

entbindet sich daneben Kohlensäure- und Wasserstoffgas. Ferner kommt es im Pansen zu einer mässigen Eiweissfäulniss, welche sich durch Bildung von Schwefelwasserstoff und nach Tappeiner durch Bildung von Phenol kundgibt. Nach demselben Autor besteht fast $^1/_3$ der Gase des Pansens aus Grubengas (CH_4), der Cellulosegährung entstammend. Entsprechend diesen kräftigen Umsetzungen herrscht im Pansen eine hohe Temperatur, die 40° C. erreichen kann.

Der Zusammenhang von Pansen und Haube durch eine faustgrosse Oeffnung ermöglicht einen Austausch ihres Inhaltes gegen einander. In der Haube findet man nur Flüssigkeit und ganz breiige Massen, die Haube ist also gewissermassen ein Reservoir für Flüssigkeit. Die aus dem Pansen übergeflossene Flüssigkeit wird, da die Haube ausserordentlich contractil ist, bei der nächsten Zusammenziehung der Haube wieder in den Pansen zurückgeworfen.

Rejection und Wiederkauen. Von Zeit zu Zeit wird ein Theil des Mageninhaltes beim Wiederkäuer in die Maulhöhle zurückgeführt; dieser Vorgang heisst Rejection. Man hatte früher die Vorstellung, dass die Contraction der Haube allein die Rejection herbeiführt. In den Versuchen von Flourens rejicirten Rinder, obwohl ihnen die Haube unterbunden und resecirt worden war. Wie beim Brechakt (S. 131), wirken Zwerchfell, Bauchmuskeln, sowie die Muskulatur des Pansens und der Haube zusammen. Somit unterscheidet sich die Rejection vom Erbrechen nur dadurch, dass jener Vorgang ein physiologischer, dieser ein pathologischer ist. Bei der Rejection spielt die Schlundrinne keine Rolle, man kann sie am lebenden Thiere von einer Oeffnung der Bauchwand aus zunähen, die Rejection findet gleichwohl statt. Sobald der Mageninhalt in die Speiseröhre übergeführt ist, wird er durch antiperistaltische Bewegung der Speiseröhremuskeln in die Maulhöhle hinaufgeworfen. An der linken Halsseite der Wiederkäuer sieht man beim Aufsteigen des rejicirten Bissens die wellenförmige Contraction der Speiseröhre von unten nach oben ablaufen. Ebenso wie beim Brechakt wird durch Zusammenziehung der Muskeln des Zäpfchens und der Gaumenbögen dem Bissen die Passage nach den Choanen und durch den Kehldeckel resp. Glottisschluss nach dem Kehlkopf verlegt. Das Hinaufwerfen in die Maulhöhle erfolgt mit solcher Geschwindigkeit und Kraft, dass bei gewalt-

sam geöffnetem Maul des Thieres der Bissen zum Maul hinausfliegt und aufgefangen werden kann. So hat Colin festgestellt, dass jeder einzelne rejicirte Bissen 100—120 Grm. wiegt, und zwar besteht er zumeist aus Flüssigkeit mit darin aufgeschwemmten festen Theilen. Bei geschlossenem Maul gelangt der Bissen gleich zwischen die Mahlzähne, das Thier fängt zu Kauen an, Wiederkauen; der überschüssige flüssige Antheil des Bissens gleitet wieder die Speiseröhre hinunter. Man sieht an der linken Halsseite auf jede antiperistaltische Welle eine peristaltische Welle folgen.

Beim Wiederkauen wird ausserordentlich fein gekaut, und dazu erfolgt eine reichliche Einspeichelung, wobei in erster Linie die Parotiden betheiligt sind. Gekaut wird verhältnissmässig lange und zwar ein jeder Bissen in ca. 50 Secunden, noch länger, wenn der Bissen trockner ist. Das Kauen geht einseitig vor sich, wobei die kauende Seite häufig gewechselt wird. Alsdann wird wieder durch löffelförmiges Anlegen der Zunge gegen den harten Gaumen ein Bissen formirt, der in den Magen befördert wird, so wie es beim Schlingakt beschrieben worden ist (S. 118).

Nimmt ein Rind pro Tag 15 Kgrm. Heu auf und gibt es dazu 60 Kgrm. Speichel, so gelangen im Ganzen 75 Kgrm. in seinen Magen. Wenn nun davon der fünfte Theil, was eher zu hoch gegriffen ist, direct durch die Haube in den Psalter gelangt, so bleiben $^4/_5 = 60$ Kgrm., welche wiedergekaut werden. 60 Kgrm. entsprechen, den rejicirten Bissen zu 120 Grm. gerechnet, 500 Bissen, und zum Wiederkauen dieser bedarf es 500×50 Sec. = ca. 420 Min., und mit Berücksichtigung des zwischen den einzelnen Bissen gelegenen Intervalles mindestens 500 Min., also über 8 Stunden. Erwägt man nun, dass im Schlaf und bei Arbeitsleistung das Wiederkauen ruht, dass ferner zum Fressen und ersten Kauen von 15 Kgrm. Heu mindestens 2—3 Stunden erforderlich sind, so bleiben nur wenige Stunden für die äussere Arbeitsleistung des Rindes übrig. Es ist also das Rind vermöge seiner Organisation nicht zu lang dauernder Arbeitsleistung befähigt.

Der wiedergekaute Bissen fällt durch die Speiseröhre, der Schwere folgend, zum grössten Theil in den Pansen zurück, nur ein Theil kann der Schlundrinne und deren seichteren Fortsetzung folgend in die Haube und den Psalter gelangen. Weil aber der wiedergekaute Bissen breiiger ist, gelangt ein desto grösserer Theil in die Schlundrinne. Diejenigen Portionen des Futters, welche in den Pansen und die Haube gefallen sind, können abermals rejicirt und wiedergekaut werden und dieses Spiel sich mehrfach wiederholen.

Durch die enge Hauben-Psalter-Oeffnung gelangen theils breiige, theils mit gröberen Stücken durchsetzte Massen in den Psalter, dagegen aus der Schlundrinne nur Flüssiges und Dünnbreiiges. Nun liegen aber die Psalter-Hauben- und die Psalter-Labmagenöffnung dicht aneinander; zwischen beiden befindet sich die seichte Fortsetzung der Schlundrinne. Es kann also Flüssiges, Dünnbreiiges vermöge der Adhäsion an die feuchte Wand in der Fortsetzung der nunmehr nach oben offenen Rinne weiter bis in den Labmagen laufen. Die von gröberen Partikeln durchsetzten Futtermassen, welche von

den beiden Vormägen kommen, werden durch die Blattmuskulatur (S. 133), den muskulösen Anfangs- und Randwulst derselben und die starken, vorn spitzen, hinten knopfförmigen Warzen in die Kammern zwischen den Blättern geschafft. In diesen wird das Futter mechanisch zerkleinert, verliert Wasser, das nach unten abtropft. Indess ist der flüssige Inhalt des Psalters nie beträchtlich; er beträgt beim Schaf nur ca. 60 Ccm. Vermöge seiner kräftigen, sich in die Blätter fortsetzenden Muskulatur ist der Psalter ein Zerkleinerungs- oder Zermalmungsapparat; durch die Contractionen der Psalterwand, welche sich auf die Blätter fortsetzt, werden die zwischen letzteren gelegenen Futterkuchen ausgepresst. In den Labmagen tritt der Psalterinhalt in zwei Portionen über; was die Rinne entlang kommt, ist flüssig oder dünnbreiig; was aus den Kammerräumen übertritt, ist sehr trocken, enthält nur 60—70 pCt. Wasser und reagirt in der Regel neutral oder schwach sauer (Milchsäure).

Im ausserordentlich dicht mit Drüsen besetzten Labmagen der Wiederkäuer erfolgen dieselben chemischen Umsetzungen wie im Magen der Carni-, Omni- und Herbivoren und in dem eigentlichen Labmagen der Einhufer. Die Eiweissstoffe werden in Peptone übergeführt. Die Labmagenfläche des Rindes übertrifft die des Pferdes um das Vierfache. Der hier secernirte Saft ist reich an Pepsin und an freier Säure. Letztere besteht indess nach Bidder und Schmidt (Magensaft des Schafes) zumeist aus Milchsäure und enthält nur wenig Salzsäure (nach Ellenberger und Hofmeister 0,05—0,12 pCt), daher hier zuerst noch die Stärke verzuckert und erst weiterhin, wenn der Säuregehalt hoch geworden ist, die diastatische Umsetzung gehemmt wird. Der Chymus enthält 80—90 pCt. Wasser. Im Gegensatz zum Pferde ist bei den Wiederkäuern der Pylorus fest geschlossen und öffnet sich wohl nur gegen Ende der Magenverdauung, um den chymificirten Inhalt in das Duodenum über treten zu lassen.

Es verdient noch der Erwähnung, dass, so lange als nach der Geburt die Wiederkauer mit Muttermilch ernährt werden, ihr Pansen klein ist. Die Entwickelung des Pansens passt sich gewissermassen dem Volumen der eingeführten Nahrung an. Flourens gab jungen Hammeln, die bis dahin mit Milch ernährt worden waren, eine verschieden voluminöse Nahrung, dem einen grosse Mengen von Heu, dem anderen kleinere Mengen eines concentrirten Futtermittels, Hafer. Als nach ein Jahr langer Fütterung die Thiere getödtet wurden, zeigte der Hammel, welcher dauernd grosse Mengen Heu gefressen hatte, einen viel umfangreicheren Pansen als der mit Hafer ernährte.

Die Wiederkäuer erbrechen in der Regel nicht, selbst nicht auf grössere Gaben von Brechmitteln; meist treten nur Uebelkeit und Brechneigung auf.

Eine nur kurze Strecke hinter dem Magenausgang werden in das Duodenum zwei Verdauungssäfte ergossen, die Galle und der pankreatische Saft oder Bauchspeichel.

Die **Galle** ist das Secret der Leber. Die einzelnen Gallengänge sammeln sich zu einem grossen gemeinschaftlichen Gang, dem Duct. choledochus, der (bei manchen Thieren z. B. Schaf und Ziege mit

dem Ausführungsgang des Pankreas verschmelzend) die Dünndarmwand in schiefer Richtung von unten nach oben durchsetzt, so dass seine Einmündung in die Schleimhaut, welche übrigens mittels einer ampullenförmigen Erweiterung (Diverticulum Vateri) am Grunde eines Schleimhauthöckers und gedeckt durch letzteren statthat, höher liegt als die äussere Eintrittsstelle. Dadurch ist erreicht, dass bei Ueberdruck von der Darmhöhle aus oder bei Zusammenziehung der Muskulatur der Darmwand die innere Mündung durch Zusammensinken bez. Vorlagerung des Höckers geschlossen resp. das die Darmwand durchsetzende Stück comprimirt wird, sodass von dem Inhalt des Dünndarms nichts in den Gang eintreten kann. Bei manchen Thieren stehen der aus der Leber kommenden Galle zwei Wege offen, sie kann geraden Weges durch den Choledochus nach der Darmhöhle gelangen, sie kann aber auch in den Gallenblasengang und von dort in die Gallenblase eintreten. Die Gallenblase ist ein Reservoir für die Galle, in der sich die secernirte Galle ansammeln kann. Solch ein Reservoir für die Galle besitzen der Mensch und eine Reihe von Säugethieren und Vögeln. Die Gallenblase fehlt den Einhufern (Pferd, Esel), unter den Wiederkäuern dem Hirsch, Kameel, Dromedar, unter den Dickhäutern dem Elephanten und Nashorn, unter den Nagern dem Biber, Hamster und der Maus, endlich den Cetaceen (Walfischen). Die Gallenblase fehlt also meist Pflanzenfressern. Beim Pferde ist der Gallengang beulenförmig erweitert. In der Gallenblase wird die angesammelte Galle eingedickt, concentrirter.

Die chemischen Untersuchungen der Galle sind zumeist an der Blasengalle des Rindes angestellt worden, später (1844) hat Schwann, analog den Speichel- und Magenfisteln, permanente Gallenfisteln mit Erfolg beim Hunde angelegt, die Gallenblase selbst, nach vorgängiger Abbindung des Duct. choledochus nahe dem Duodenum, in die Wunde der Bauchwand zum Einheilen gebracht, so dass er durch diese die ausgeschiedene Galle direct auffangen konnte. Weiter hat dann Colin (1850) an Pferden, Rindern, Schafen und Schweinen auch temporäre Gallenfisteln angelegt, indem er den Duct. choledochus am Darmende abband und in dessen centrales d. h. mit der Leber zusammenhängendes Ende eine Canüle einführte, die durch die Bauchwunde nach aussen geleitet, die ausgeschiedene Galle ein bis mehrere Tage hindurch aufzufangen gestattete.

Im frischen Zustande ist die Galle eine klare, bald dünne, bald mehr zähe und fadenziehende Flüssigkeit, welche ausser Schleimkörperchen und bei Blasengalle Epithelzellen der Blasenwand keine morphotischen Elemente enthält. Sie ist von neutraler (bis schwach alkalischer) Reaction, beim Menschen und den Carnivoren von goldgelber bis gelbbrauner, bei den Herbivoren von grüner Farbe und zwar braungrün beim Pferd und Rind, grünlichgelb beim Schwein und hell- bis dunkelgrün beim Schaf. Durch Stehen an der Luft wird die braungelbe Galle dunkelbraun, die grünliche noch intensiver grün. Die Galle zeigt einen eigenthümlich bitteren „galligen“ Geschmack und einen specifischen, besonders beim Erwärmen hervortretenden aromatischen, moschusartigen Geruch. Auf Zusatz von con-

centrirter Schwefelsäure gibt die Galle eine im durchfallenden Lichte dunkelrothe, im schief auffallenden Lichte prachtvoll grüne Fluorescenz. Die Blasengalle zeigt immer gegenüber der aus Fisteln gewonnen eine dunklere Färbung, eine stärkere Concentration, eine mehr dickflüssige schleimige Beschaffenheit und meist eine schwach alkalische Reaction; in der Blase mischt sich zu dem eigentlichen Lebersecret der von der Blasenwand gelieferte alkalisch reagirende Schleim hinzu, während andererseits durch Wasseraufsaugung seitens der Blut- und Lymphgefässe der Blasenwand die Galle eingedickt wird. Das spec. Gewicht der Galle schwankt bei den verschiedenen Thieren innerhalb weiter Grenzen 1,008—1,030; die höchsten Werthe 1,026—1,032 sind in der Blasengalle des Menschen gefunden worden. Dem entsprechend unterliegt auch der Gehalt an festen Stoffen weiten Schwankungen: im frischen Lebersecret von Katze, Hund und Schaf beträgt er nach Bidder und Schmidt 5 pCt., bei Kaninchen 2 pCt., bei Meerschweinchen nur 1—1,5 pCt., beim Menschen nach Yeo und Herroun nur 1,35 pCt. In der Gallenblase stiegen die festen Stoffe bei Katzen, Hunden, Kaninchen auf 10—20 pCt., bei Schafen auf 8 pCt., in der Menschengalle wurden 9—17 pCt., in der Blasengalle des Rindes 7—11 pCt. fester Stoffe gefunden. Von den festen Bestandtheilen sind in der Menschen-, Schweine- und Rindergalle nur 1, in der Hundegalle sogar nur 0,6 pCt. anorganische Salze.

In 100 Th. Galle vom	Mensch.	Rind.	Schwein.	Hund.	
				Blasengalle.	Frisch secernirte Galle.
Wasser	86,3	90,4	88,8	85,2	95,3
Feste Stoffe	13,7	9,6	11,2	14,8	4,7
Gallensaure Salze	8,2		7,3	12,6	3,4
Lecithin, Cholestearin, Fette, Seifen	2,5	8,0	2,2	1,3	0,5
Schleim und Farbstoff	2,2	0,3	0,6	0,3	0,2
Anorganische Salze	0,8	1,3	1,1	0,6	0,6

Unter den organischen Stoffen der Galle finden wir zwei wesentliche Bestandtheile, die sonst im Thierkörper nicht vorkommen: den Gallenfarbstoff und die Gallensäuren. Neben ihnen kommen zu 1—5 pCt. andere organische Stoffe vor.

Der Gallenfarbstoff, das Bilirubin $C_{16}H_{18}N_2O_3$, unlöslich in Wasser, Alcohol, Aether, lässt sich durch Ausziehen mit heissem Chloroform aus der Galle gewinnen. Aus Chloroform krystallisirt es in kleinen rhombischen orangefarbenen Prismen und ist identisch mit dem Haematoidin (S. 17). Bilirubin ist löslich in Alkalien; in der Galle wird es durch die Alkalisalze der Gallensäuren in Lösung erhalten. In der Galle von Carni- und Omnivoren kommt es nur allein vor, in der von Herbivoren auch ein grünlicher Farbstoff, das Biliverdin $C_{16}H_{18}N_2O_5$, das ein Oxydationsproduct des Bilirubin ist;

in flachen Schüsseln der Luft ausgesetzt, geht die alkalische Lösung von Bilirubin in Biliverdin über; letzteres ist ein schwarzgrünes amorphes Pulver. Beide Farbstoffe lassen sich in Flüssigkeiten durch die charakteristische Gmelin'sche Reaction erkennen: Setzt man zu einer Flüssigkeit, welche diese Farbstoffe in Lösung enthält, eine verdünnte Salpetersäure, welche durch Hinzufügen eines Tropfens rauchender Säure etwas Untersalpetersäure enthält, so sieht man infolge allmäligen Fortschreitens der Oxydation von unten nach oben farbige Ringe entstehen und zwar grün, blau, violett, roth, welch' letzteres in gelb übergeht. Diese Probe gelingt noch bei Gegenwart von nur $^1/_{80000}$ Bilirubin. Den nämlichen Farbenwechsel zeigt nach Maly die Chloroformlösung der Gallenfarbstoffe auf Zusatz von Bromwasser.

Brücke hat eine empfehlenswerthe Modification der Gmelin'schen Probe angegeben: Man versetzt die auf Gallenfarbstoff zu prüfende Flüssigkeit mit auf das vierfache verdünnter reiner Salpetersäure (oder nach v. Fleischl mit einer conc. Lösung von Natriumnitrat) und giesst dann vorsichtig am Rand des Glases reine conc. Schwefelsäure herab, welche vermöge ihrer Schwere zu Boden sinkend aus der Salpetersäure nach und nach Untersalpetersäure frei macht. Auch der Vorschlag von Smith, eine Flüssigkeit, in der man Gallenfarbstoff vermuthet, mit Jodtinctur zu versetzen, wodurch selbst bei Spuren von Gallenfarbstoff infolge Oxydation desselben ein deutliches Grün auftritt, ist empfehlenwerth.

In faulender Galle finden sich noch andere dunklere Farbstoffe, die indess nur ungenügend bekannt sind: Bilifuscin, Biliprasin, Bilihumin; die Gmelin'sche Reaction geben sie nicht.

Den zweiten charakteristischen Bestandtheil der Galle bilden die von Strecker entdeckten Gallensäuren, die Glycochol- und Taurocholsäure, welche als Natronsalze darin vorkommen. Sie lassen sich aus dem alkoholischen Extract der Galle durch Aetherzusatz krystallinisch ausfällen. Beide sind N-haltig, die Taurocholsäure auch schwefelhaltig. Aus beiden lässt sich durch Kochen mit Säuren, mit Barytwasser, mit Wasser über 100° C. dieselbe N-freie Säure, die Cholalsäure abspalten. Diese ist mit zwei verschiedenen Körpern, dem Taurin und Glycocoll, gepaart. Der Cholalsäure, also auch den gepaarten Gallensäuren kommt eine von Pettenkofer entdeckte, schöne Farbenreaction zu: auf Zusatz von ein wenig Rohrzuckerlösung und dann tropfenweise von reiner conc. Schwefelsäure färben sie sich bei 60—70° purpurviolett. Da auch den Eiweisskörpern eine ähnliche Farbenreaction zukommt (S. 11) ist die Probe nur in eiweissfreien Flüssigkeiten verwerthbar. Während die Taurocholsäure in jeder Galle ausnahmslos vorkommt, findet sich die Glycocholsäure nicht in der Galle von Carnivoren, spärlich bei den Omnivoren, sehr reichlich bei den Herbivoren. Die Galle der Carnivoren enthält ausschliesslich, die der Omnivoren überwiegend Taurocholsäure.

Da die heisse Schwefelsäure nur zu leicht den Zucker oder andere organische Substanzen verkohlt und die dadurch entstehende Braunfärbung die Purpurfarbe

verdeckt, empfiehlt Drechsel statt der Schwefelsäure syrupöse Phosphorsäure zu verwenden.

Mit conc. Schwefelsäure geben die Gallensäuren und daher auch die Galle (S. 139) eine dunkelrothe bis tiefgrüne Fluorescenz.

Die Glycocholsäure $C_{26}H_{43}NO_6$, feine glänzende Nadeln, schwer löslich in kaltem, leichter in kochendem Wasser, leicht löslich in Alcohol, wenig in Aether, ist nach Hüfner durch Versetzen von Rindergalle mit Salzsäure und Aether beim Stehenlassen häufig ohne Weiteres krystallinisch zu erhalten. Von ihren Salzen sind die mit Alkalien und Erden in Wasser und Alcohol leicht löslich, die mit schweren Metallen meist unlöslich. Beim Kochen mit Barytwasser oder durch Fäulniss spaltet sie sich unter Wasseraufnahme:

$$C_{26}H_{43}NO_6 + H_2O = \underset{\text{Cholalsäure}}{C_{24}H_{40}O_5} + \underset{\text{Glycocoll.}}{C_2H_5NO_2}.$$

Die Taurocholsäure $C_{26}H_{45}NSO_7$, feine seidenglänzende Nadeln, an der Luft rasch zerfliessend, löslich in Wasser und Alcohol, unlöslich in Aether. Von ihren Salzen sind nur die Alkalisalze in Wasser und Alcohol leicht löslich. Aus einem Gemenge von glyco- und taurocholsauren Salzen fällt Bleizucker nur die Glycocholsäure aus; in dem Filtrate schlägt Bleiessig die Taurocholsäure nieder. Beim Kochen mit Barytwasser wie durch Fäulniss zerfällt sie:

$$C_{26}H_{45}NSO_7 + H_2O = \underset{\text{Cholalsäure}}{C_{24}H_{40}O_5} + \underset{\text{Taurin}}{C_2H_7NSO_3}.$$

Beide Gallensäuren drehen die Polarisationsebene nach rechts.

Die Cholalsäure oder Cholsäure $C_{24}H_{40}O_5$ (ihre Krystalle, vierseitige Prismen, verwittern an der Luft) dreht die Polarisationsebene nach rechts, unlöslich in Wasser, leicht löslich in Alcohol, schwer löslich in Aether, treibt aus Alkalicarbonaten beim Erwärmen die Kohlensäure aus. Ihre Alkalisalze sind leicht löslich und krystallisirbar, die übrigen Salze schwer löslich. Beim Erhitzen auf 200° oder beim anhaltenden Kochen mit Säure zerfällt sie zu einem amorphen Körper, dem Dyslysin $C_{24}H_{36}O_3$.

In der Galle der Schweine findet sich eine der Cholalsäure verwandte Säure, die Hyocholalsäure $C_{25}H_{40}O_4$. Die Cholalsäure der Menschengalle ist nach Schotten ein Gemisch von gewöhnlicher Cholalsäure mit einer C- und H-reicheren, aber O-ärmeren Säure (Choleinsäure $C_{25}H_{42}O_4$).

Glycocoll $C_2H_5NO_2$, auch Glycin oder Leimsüss genannt, weil es beim Kochen von Leim mit verdünnter Schwefelsäure entsteht, ist krystallisirbar, in Wasser leicht löslich, in absolutem Alkohol und Aether unlöslich. Die wässrige Lösung reagirt, obwohl das Glycocoll als Amidoessigsäure $CH_2 . NH_2 . COOH$ aufzufassen ist, nicht sauer; sie färbt sich mit einem Tropfen Eisenchlorid roth, löst Quecksilberoxyd auf und reducirt es beim Erhitzen zu metallischem Quecksilber. Glycocoll verbindet sich mit Basen, Säuren und Salzen, hält wie Zucker Kupferhydroxyd mit lasurblauer Farbe in Lösung, ohne es beim Erwärmen zu reduciren. Im freien Zustande ist es im Thierkörper noch nicht aufgefunden. Ausser mit Cholalsäure kommt es mit Benzoesäure gepaart als Hippursäure im Harn vor.

Taurin $C_2H_7NSO_3$, in grossen glasglänzenden Säulen krystallisirend, in Wasser leicht löslich, unlöslich in Alcohol und Aether, ist als Aethylamidosulfosäure $C_2H_4(NH_2) . HSO_3$ aufzufassen. Wird beim Erhitzen unter Entwicklung schwefliger Säure zersetzt. Ausser als Spaltproduct der Gallensäuren findet es

sich im Fleisch verschiedener Fische und des Pferdes, ferner in den Nieren und Lungen verschiedener Säugethiere.

Ferner enthält die Galle Cholestearin zu etwa 0,2 pCt., durch die gallensauren Alkalien darin gelöst, sodann kleine Mengen fettsaurer Alkalien (Seifen) und etwas Neutralfett, dieses ebenfalls durch die gallensauren Alkalien und die Seifen gelöst. Endlich findet sich darin Mucin (S. 114), reichlich bis zu 2 pCt. in der Blasengalle des Rindes und des Menschen. Auf Zusatz von Alcohol fällt das Mucin flockig aus. Die normale Galle enthält kein Eiweiss (S. 11).

Cholestearin $C_{26}H_{44}O$, seinem chemischen Verhalten nach ein einatomiger Alcohol, kommt ausser in der Galle auch noch reichlich in der Nervensubstanz vor, spärlich im Blut und in anderen Körperflüssigkeiten; ist unlöslich in Wasser und kaltem Alcohol, löslich in siedendem Alcohol, in Aether, Benzol, gallensauren Salzen, fetten Oelen und Seifen. Es krystallisirt in rhombischen Tafeln, deren Ränder und Winkel nicht selten unregelmässig ausgebrochen erscheinen. Bei Behandlung mit starker Schwefelsäure (1 Th. Wasser auf 3—5 Th. conc. Säure) färben sich die Krystalle von den Rändern aus rost- oder purpurroth oder violett, noch lebhaftere Colorite ruft bei dieser Behandlung Jodzusatz hervor.

In der Galle kann sich unter Umständen das Cholestearin so reichlich anhäufen, dass es ausfällt und zur Entstehung von Gallensteinen Veranlassung gibt, welche häufig überwiegend aus Cholestearin bestehen, daneben noch Bilirubin an Kalk gebunden, sog. Pigmentkalk enthalten.

An anorganischen Salzen enthält die Galle neben Chlornatrium vorwiegend Phosphate und zwar gebunden an Natrium und Calcium, stets auch etwas Eisenphosphat. Endlich sind darin in Spuren gefunden: Kupfer- und Mangansalze; das Vorkommen letzterer ist darauf zurückzuführen, dass alle Metallsalze, in den Körper eingeführt, in der Leber zur Ablagerung bez. durch die Galle zur Ausscheidung kommen. An Gasen enthält die Galle 6 bis 56 Volumproc. CO_2.

Die Gallensecretion scheint im Gegensatz zur Speichel- und Magensaftsecretion continuirlich vor sich zu gehen, wenigstens in einer gewissen Grösse, und selbst längere Nahrungsentziehung hebt die Gallenbildung nicht ganz auf. Jede Mahlzeit erhöht die Gallensecretion, und zwar fällt das Maximum der Abscheidung um die 3.—5. und ein zweites Maximum um die 13.—15., manchmal schon um die 9. Stunde nach der Mahlzeit. Bei reichlicher Fleischkost steigt sowohl die Gallenmenge als die Grösse der festen Bestandtheile, während ausschliessliche Fettkost die Absonderung in ähnlicher Weise absinken lässt wie der Hungerzustand. Wird wie bei Pflanzenfressern stetig gefressen und verdaut, so ist auch die Gallensecretion demzufolge eine reichlichere, daher im Allgemeinen die Gallenabsonderung bei Herbivoren reichlicher ist, als bei Carni- und Omnivoren. Die tägliche Ausscheidungsgrösse hat sich beim Menschen nur in Fällen von Gallenfisteln, bei denen sonst kein erhebliches Leiden bestand, einigermassen feststellen lassen; solche Fälle sind von J. Ranke, v. Wittich u. A. untersucht worden, und danach sollen 450—550 Ccm. Galle in 24 Stunden von

einem erwachsenen Menschen und ca. 10 Grm. Galle (mit 0,5 Grm. fester Stoffe) pro Kgrm. Mensch ausgeschieden werden. Bei Pferden ist nach Colin die 24stündige Gallenabsonderung auf 5—6 Kgrm. zu schätzen. Nach Bidder und Schmidt sondert in 24 Stunden 1 Kgrm. Hund im Mittel 20 Grm., 1 Kgrm. Katze 18 Grm., 1 Kgrm. Schaf 25 Grm., 1 Kgrm. Kaninchen 130 Grm., 1 Kgrm. Meerschweinchen 175 Grm. Galle ab.

Aus temporären Gallenfisteln gewann Colin pro Stunde beim

Pferd	. . .	250—300 Grm.	Galle
Ochsen	. . .	100—120 „	„
Schaf	. . .	10— 18 „	„
Schwein	. .	75—160 „	„

Sehr interessant ist es, dass je kleiner das Thier, insbesondere der Pflanzenfresser, desto grösser seine tägliche Ausscheidung an Galle im Verhältniss zum Körpergewicht ist. Ein Kgrm. Meerschweinchen, dessen Leber etwa 40 Grm. wiegt, secernirt in 24 Stunden 175 Grm. Galle, also mehr als das 4fache des Lebergewichtes. Da die Galle des Meerschweinchens über 1 pCt. feste Stoffe und die Leber im Durchschnitt 25 pCt. feste Stoffe enthält, so werden innerhalb 24 Stunden mit der Galle fast $^1/_5$ der festen Stoffe entleert, welche in der Leber des Meerschweinchens überhaupt sich finden. Es spricht dies für eine ausserordentliche secretorische Leistung der Leber bei den Herbivoren. Nach Colin's Beobachtungen würde die Pferdeleber 6 Kgrm., die Ochsenleber 2,64 Kgrm., die Schafleber 0,34 Kgrm. Galle in 24 Stunden ausscheiden.

Welches der Leberblutgefässe unterhält die Gallenabsonderung? Die enge Leberarterie versorgt im Wesentlichen die Glisson'sche Kapsel und deren Fortsetzungen zwischen den Leberläppchen sowie die Wände der Pfortader und Gallengänge mit Ernährungsmaterial; das weitmaschige Capillarnetz, in das sie sich auflöst, mündet in die interlobulären Pfortaderzweige ein. Schon danach ist die Leberarterie nur als das nutritive Gefäss zu erachten. Damit steht auch im Einklang, dass nach Unterbindung der Leberarterie die Gallenausscheidung, wie Schiff zuerst gezeigt hat, so gut wie unverändert bleibt. Nach Unterbindung des Pfortaderstammes steht die Secretion zwar ganz still, aber das Thier geht auch schnell infolge der Blutstauung in den Wurzeln der Pfortader zu Grunde, sodass hieraus ein bindender Schluss nicht zu ziehen ist. Indess folgt schon aus der Grösse und Mächtigkeit der Pfortader und ihrer ausserordentlich reichen Verästelung um die ganze Peripherie eines jeden Leberläppchens, dass bei der Gallenabsonderung in erster Linie die Pfortader betheiligt ist. Neuere Versuche von Asp lehren, dass nach Schliessung des, einen Leberlappen speisenden Pfortaderastes der denselben Lappen versorgende Arterienast zwar die Absonderung unterhält, dass aber dabei die Grösse der Gallensecretion ungemein sinkt.

Secretionsdruck. Im Gegensatz zum Speichel wird die Galle unter auffallend geringem Druck abgesondert. Die Leberarterie ist sehr eng, anderseits setzt sich die Pfortader aus Stämmen zusammen, welche aus den Capillaren des Darms und der Milz hervorgehen (S. 26),

daher der Blutdruck in der Leber nur sehr niedrig sein kann. Heidenhain hat den Secretionsdruck der Galle, den Druck, unter welchem die Galle in die abführenden Gallengänge ausgestossen wird, in einem Wassermanometer zu nur 200 Mm. Wasser = 15 Mm. Quecksilber gefunden; es beträgt also der Secretionsdruck der Galle kaum $^1/_{50}$ einer Atmosphäre. So gering dieser Secretionsdruck auch ist, so übertrifft er doch beim Hund nach Heidenhain den Blutdruck in der Pfortader um mehr als das Doppelte. Es kann also die Secretion des Wassers der Galle in der Leber unmöglich als mechanische Folge des Blutdruckes angesehen werden, vielmehr ist die Quelle des Secretionsdruckes in einer activen Thätigkeit der secernirenden Leberzellen zu suchen. Doch ist der Grad dieser Thätigkeit innerhalb gewisser Grenzen von dem Blutstrom in der Leber abhängig, insofern der Gallenstrom mit dem Pfortaderstrom an- und abschwillt, und zwar ist nach Heidenhain nur die (z. B. während der Verdauung) wachsende oder (infolge von starker Blutentziehung bezw. Schliessung einer Anzahl von Pfortaderwurzeln) abnehmende Geschwindigkeit des Blutes in der Leber der hier bestimmende Factor, nicht das Steigen oder Sinken des Druckes in den Lebercapillaren. Es wird demnach der Grad der Thätigkeit der Leberzellen durch die Blutmenge bedingt, welche in der Zeiteinheit an ihnen vorüberströmt, um ihnen das Rohmaterial und den für jede Zellthätigkeit unentbehrlichen Sauerstoff zuzuführen. Setzt man dem Gallenausfluss ein Hinderniss von grösserer Kraft als 15 Mm. Hg entgegen, so wird der Ausfluss sistirt, die gebildete Galle tritt, anstatt in die Gallengänge, unter dem hohen Gegendruck in die Anfänge der Lymphgefässe über, es erscheint Gallenfarbstoff im Blut und infolge dessen in vielen Körperflüssigkeiten, und so kommt es zur Gelbsucht, zum Icterus. Nach pathologischem oder experimentell herbeigeführten Verschluss des Duct. choledochus ist Uebertritt des Gallenfarbstoffs in die Körpersäfte (Harn) und Gelbfärbung der Gewebe (Bindehaut des Auges) bei Tauben schon nach 2 Stunden, beim Kaninchen nach 24 Stunden, bei Hunden nach 48 Stunden, beim Menschen erst nach 3 Tagen zu beobachten. Der Druck, den bei jeder Inspiration das herabsteigende Zwerchfell und die sich spannenden Bauchwandungen auf den Inhalt der Bauchhöhle, also auch auf die Leber ausüben, befördert mechanisch die Fortbewegung des in den Gallenwegen bereits vorhandenen Lebersecretes.

Wo wird die Galle gebildet?

Die Endzweige der Pfortader vertheilen sich durch die ganze Leber gleichmässig derart, dass sie überall polygonale Räume von ziemlich gleicher Grösse, die Leberläppchen oder Leberlobuli umgrenzen. In der Mitte jedes von den gabelförmigen Pfortaderästen umschriebenen Acinus entspringt ein Wurzelästchen der Lebervene; man nennt deshalb letztere wohl Vas intralobulare, die Pfortaderzweige Vasa interlobularia. Schon vom blossen Auge, exquisit deutlich in der Schweineleber, in der das die Pfortaderäste begleitende Bindegewebe sich zu lamellösen Scheidenwänden zwischen den einzelnen Läppchen verdichtet, sieht man die einzelnen Lobuli mit einem rothen Punkt, dem Querschnitt des Vas intralobulare im Centrum

und peripherwärts von einem polygonalen bis rundlichen Hof umzogen, den Randästen der Vasa interlobularia. Zwischen diesen beiden breitet sich das beide verbindende dichte Capillarnetz aus, dessen Maschen mit ihrem Längsdurchmesser radiär angeordnet sind. Die Maschen des Blutcapillarnetzes sind nun von den Leberzellen ausgefüllt. Die Leberzellen sind regelmässig polygonale Zellen mit einem oder mehreren Kernen und einem granulirten trüben Protoplasma, das mit grösseren oder kleineren Fetttröpfchen und eckigen Körnchen erfüllt ist. Die Anfänge der Gallencanälchen, die sog. Gallencapillaren, entstehen in der Leber der Säugethiere in der Weise, dass je zwei Leberzellen in der Mitte ihrer Berührungsflächen rinnenförmig ausgehöhlt sind; durch das Aneinanderlegen beider Halbrinnen entsteht ein cylindrischer Canal, die Gallencapillare. Neuere Untersuchungen machen es wahrscheinlich, dass den Gallencapillaren eine structurlose Membran zukommt. Es bilden also letztere ein engmaschiges, die Leberzellen umspinnendes Netz, sind aber wie die Ausführungsgänge anderer Drüsen von den Blutcapillaren durch Zellsubstanz und wahrscheinlich auch durch eine structurlose Membran geschieden. Die Gallencapillaren gehen an den Rändern der Leberläppchen allmälig in die Zweige der Gallengänge über, deren Wand weiterhin aus einer Adventitia und einer Muscularis besteht und mit cubischen Endothelzellen innen ausgekleidet ist; die grössten Gallengänge besitzen eine eigentliche, mit Schleimdrüsen versehene Schleimhaut.

Wird die Galle und insbesondere ihre characteristischen Stoffe, die Gallensäuren und Gallenfarbstoffe ausschliesslich in den Leberzellen gebildet, oder ist die Leber nur das Organ, durch welches jene Stoffe aus dem Körper entfernt werden? Weder das Blut noch sonst eine Körperflüssigkeit oder ein Organ ausser der Leber enthält nachweisbar Gallensäuren oder Gallenfarbstoff. Wo man sie oder deren Derivate im Körper antrifft, z. B. im Darminhalt, lässt sich zeigen, dass sie dahin einzig und allein mit der Galle gelangt sind. Also schon diese Thatsache deutet darauf hin, dass die Galle nicht nur durch die Leber ausgeschieden, sondern darin gebildet wird. Joh. Müller, Kunde, Moleschott haben Fröschen die Leber exstirpirt, eine Operation, welche jene Thiere 3—21 Tage überleben, und konnten dann nirgends in den Geweben Anhäufung von Gallenbestandtheilen, weder Gallensäuren noch Gallenfarbstoff nachweisen. H. Stern hat indess jüngst gezeigt, dass Frösche für diese Versuche unbrauchbar sind, da sie auch nach Unterbindung des Duct. choledoch. keinen Icterus bekommen. Bei Vögeln (Tauben) lässt sich die Leber mittels Unterbindung der zuführenden Gefässe vollständig aus dem Kreislauf ausschalten, dann kommt es auch niemals zu einer Anhäufung von Gallenfarbstoff in den Geweben, zum sicheren Beweis, dass die specifischen Gallenstoffe ausschliesslich in der Leber gebildet werden.

Das Bilirubin verdankt höchst wahrscheinlich seine Entstehung folgendem Vorgang: Wo auch immer im lebenden Körper Haemoglobin frei wird, also jedesmal wenn Blutkörperchen im lebenden Blut zerstört werden, bildet sich (S. 17) durch Zerfall des Haemoglobin ein eisenfreier krystallinischer Farbstoff, das Haematoidin. Mit dem Haematoidin ist aber das Bilirubin identisch, wie aus der durchaus gleichen Krystallform, der übereinstimmenden Elementarzusammen-

setzung u. A. hervorgeht. Zu diesen, Blutkörperchen lösenden Substanzen gehören auch die gallensauren Salze. Es scheint demnach, als ob das Bilirubin dadurch entstände, dass die gallensauren Salze aus den Blutkörperchen das Haemoglobin frei machen, das dann nach Zerlegung in seine Bestandtheile in Haematoidin übergeführt wird. Es spricht dafür auch die Beobachtung, dass Injection reiner Haemoglobinlösungen in das Blut lebender Thiere den Gehalt der Galle an Bilirubin unmittelbar und sehr beträchtlich steigert. Für eine solche Spaltung des Haemoglobin in der Leber lässt sich ferner der Umstand geltend machen, dass die Galle constant geringe Mengen von Eisen (als Phosphat) enthält; bei der Spaltung des eisenhaltigen Haemoglobin in das eisenfreie Haematoidin (Bilirubin) wird Eisen frei, und dieses geht zum Theil in die Galle über.

Dagegen herrscht über die Entstehung der Gallensäuren noch tiefes Dunkel. Nur soviel ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass die Bildung der Cholalsäure und ihrer Paarlinge, Taurin und Glycocoll, gesonderte Processe sind und dass die unabhängig von einander gebildeten Producte sich zu den Gallensäuren vereinigen.

Ueber die fermentative Wirksamkeit der Galle ist wenig zu sagen. Eiweissstoffe werden von der Galle gar nicht verändert. Auf Stärkekleister übt die Galle des Menschen und mancher Hausthiere (Schaf, Schwein) eine mässige diastatische Wirkung, die indess im Darm gegenüber der ausserordentlich energischen Wirksamkeit eines, wie wir sehen werden, im Bauchspeichel vorfindlichen Fermentes gar nicht in Betracht kommt. Dagegen befördert die Galle die Fettverdauung; doch lässt sich das Verständniss hierfür erst im Zusammenhang mit der Betrachtung des Ablaufes der Darmverdauung gewinnen (S. 158).

Auf die chemischen Umsetzungen in der Leber, die Bildung von Glycogen und Harnstoff, soll, da diese Function von keinem Einfluss auf die Verdauung ist, erst später eingegangen werden.

Ausser der Galle wird in das Duodenum, entweder zugleich mit der Galle wie beim Schaf und der Ziege (bei denen der pancreatische Gang schon einige Ctm. oberhalb seines Darmendes in den Gallengang mündet), oder mit dem Gallengang vereint sich in das Diverticulum Vateri (S. 138) öffnend, das Secret des Pancreas, der **pancreatische Saft** oder **Bauchspeichel** ergossen. Das Pancreas, ein allgemein verbreitetes Organ der Wirbelthiere, ist eine zusammengesetzte acinöse Drüse. Beim Menschen, dem Schwein und den Wiederkäuern wird das Pancreas der Länge nach vom Hauptausführungsgang, dem Ductus Wirsungianus durchsetzt, welchem sich die kleinen Gänge der einzelnen Acini wie die Zweige einer Pappel anreihen. Bei den Carnivoren und beim Pferd findet sich ausser dem Hauptausführungsgang noch ein kleinerer, der Santorini'sche Gang. Beim Kaninchen hat das Pancreas nur einen Gang, der etwa 3 Ctm. unterhalb des Duct. choledochus in den Darm mündet. Schneidet man den Ausführungsgang an, legt ein Röhrchen ein und fängt so den ausgeschiedenen Saft ab

(temporäre Fistel) oder fängt man den Saft durch eine mit der Bauchwunde verheilte Fistel des Ganges auf (permanente Fistel), so kann man die Schnelligkeit und Grösse der Secretion und ihre Abhängigkeit von den einzelnen Bedingungen: Fütterung, Verdauung etc. feststellen. So hat man ermittelt, dass bei Herbivoren (Kaninchen, Schaf, Rind) die Secretion continuirlich vor sich geht, bei Carnivoren intermittirend. Beim Kaninchen ist die Secretion im Gange, gleichviel ob die Fistel während voller Verdauung oder nach 48stündigem Hungern angelegt wird. Bei Hunden stockt ausserhalb der Verdauung die Absonderung vollständig, sie beginnt aber unmittelbar nach der Fütterung und steigt innerhalb der ersten drei Stunden danach zu einem Maximum an, sinkt darauf bis zur 5. bis 7. Stunde und steigt von da ab, also etwa von der Zeit, wo der Chymus in den Dünndarm übertritt, bis zur 9.—11. Stunde nochmals an, ohne dass das erste Maximum erreicht wird. Gegen die 18.—24. Stunde nach der Fütterung hört die Absonderung wieder auf. Das Verdauungssecret des Hundes ist spärlich, klebrig, fast fadenziehend, farblos, von alkalischer Reaction, erstarrt gallertig in der Kälte: es enthält 6—10 pCt. feste Stoffe, sehr wenig kohlensaure Salze, sehr viel in der Hitze gerinnbares Eiweiss (Serumalbumin); ausserdem Kalialbuminat, Spuren von Leucin, Tyrosin und, als besonders wichtig, eiweissähnliche, auf bestimmte Nahrungsstoffe wirkende Fermentsubstanzen, auf welche wir bei der Betrachtung der chemischen Wirkung des Saftes näher eingehen werden, und geringe Mengen von Seifen; von anorganischen Salzen (fast 1 pCt.): Kochsalz, kohlensaure Alkalien und phosphorsaure Erden (Kalk und Magnesia). Beim Schaf, Pferd, Esel und Kaninchen ist der Saft temporärer Fisteln wasserhell, nicht fadenziehend, salzig: sein Gehalt an festen Stoffen beträgt 1 bis 2 pCt., selten darüber bis $3^1/_2$ pCt. Es ist also der Bauchspeichel der Herbivoren sehr viel dünner als der der Carnivoren. Dass bei Pflanzenfressern die Secretion continuirlich vor sich geht, steht wohl damit im Zusammenhang, dass diese Thiere eigentlich dauernd in der Verdauung begriffen sind, da zu keiner Zeit ihr Magen oder Darm leer gefunden wird.

Während das Pancreas des Hundes im Hungerzustand blassgrau erscheint, nimmt es unmittelbar nach der Fütterung eine lebhaft rosenrothe Färbung an. Kühne und Lea haben sich von der Beschleunigung des Blutlaufs in der thätigen Drüse direct überzeugt; hier sahen sie, analog wie dies auch bei den thätigen Speicheldrüsen der Fall ist, die Venen hellrothes Blut führen, die erweiterten Capillaren pulsiren und die Pulsation sich sogar auf die Venen fortsetzen.

Mit der Thätigkeit der Drüse geht nach dem Funde von Heidenhain, wiederum analog wie bei den Speicheldrüsen (S. 117), eine morphologische Veränderung der Drüsenzellen Hand in Hand. Die secernirenden Drüsenräume haben die Gestalt kurzer Schläuche oder Kolben; die Drüsenzellen selbst sind von kegelförmiger Gestalt und zeigen im frischen Zustande eine helle, mit Carmin färbbare, der Membrana propria zugewandte Aussenzone und eine dunkelkörnige, dem Lumen des Schlauchs zugekehrte Innenzone. Bei hungernden Thie-

ren ist erstere viel schmäler als letztere. In der 6.—10. Stunde nach der Fütterung zeigt sich die Innenzone viel kleiner, die Aussenzone grösser, es wird also bei der Secretion des Saftes die körnige Innenzone verbraucht, während die Aussenzone wächst. Gegen Ende der Verdauung sieht man dann wieder die körnige Innenzone fast den ganzen Zellraum einnehmen und die homogene Aussenzone einen nur schmalen Saum bilden. Demnach wird wohl mit Hilfe des aus dem Blute aufgenommenen Materials die körnige Innenzone wiederhergestellt.

Nicht selten stellt sich bei permanenten Fisteln bald früher, bald später eine qualitative und quantitative Aenderung der Absonderung ein, welche mit einer morphologischen Umgestaltung der Drüsenzellen einhergeht und als mehr oder weniger abnorm anzusehen ist. Dann wird das Fistelsecret beim Hunde reichlicher, fliesst fast continuirlich, enthält 1—2 pCt. feste Stoffe, wenig gerinnbares Albumin, sehr viel kohlensaure Salze. Es wird also unter diesen abnormen Bedingungen das Secret von permanenten Fisteln bei Carnivoren in jeder Beziehung ähnlich dem Secret temporärer Fisteln von Herbivoren.

In dem (infolge Verengerung seiner Mündung in den Darm) stark erweiterten Wirsung'schen Gang eines Menschen hat Herter einen ganz klaren geruchlosen, nicht fadenziehenden, stark alkalischen Saft angesammelt gefunden, der sich als sehr wirksam erwies, 2,4 pCt. feste Stoffe (darunter 1,8 pCt. organische) enthielt; Hoppe-Seyler in einem ähnlichen Fall beim Pferd eine wirksame Flüssigkeit mit einem festen Rückstand von 1,8 pCt.

Die nur selten im Wirsung'schen Gange angetroffenen Concremente bestehen zu fast $^2/_3$ aus Calciumphosphat, zu $^1/_3$ aus Calciumcarboat und ein wenig organischer Materie.

Ueber die Mengen des Secretes, welche in 24 Stunden ausgeschieden werden, variiren die Angaben sehr. Aus Fisteln erhält man selbst auf der Höhe der Verdauung bei grossen Hunden nur etwa $1—2^1/_2$ Grm. Saft in der Stunde, und diesen Werth mit 24 zu multipliciren, ist unstatthaft, weil die Menge des ausgeschiedenen Saftes je nach den einzelnen Verdauungsstadien innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwankt. Die Secretionsgrösse aus permanenten Fisteln stellt sich pro Kgrm. Hund in 24 Stunden auf etwa $2^1/_2$ Grm., nur ausnahmsweise höher. Beim Menschen schätzen Bidder und Schmidt die tägliche Secretion von Bauchspeichel auf 150 Grm. Leuret und Lassaigne erhielten beim Pferde aus einer frisch angelegten Fistel in einer Stunde 180 Grm., Colin (im Mittel von 4 Stunden) pro Stunde 175 Grm. und von einer Kuh 200—270 Grm., dagegen vom Schwein nur 12 bis 15 Grm. pro Stunde, im Verhältniss zu dessen Körpergewicht also viel weniger.

Der Bauchspeichel wird unter nicht viel höherem Druck als die Galle (S. 144) abgesondert; nach Heidenhain beträgt der Secretionsdruck beim Kaninchen 220 Mm. Wasserhöhe = 17 Mm. Hg. Dieselben Momente, welche den Abfluss der Galle in den Darm verhindern, können also auch den Erguss des Bauchspeichels in die Darmhöhle sistiren. Unterbindet man den pancreatischen Gang, so gehen die Drüsenzellen mehr oder weniger unter und dafür wuchert das interstitielle Bindegewebe, das Pancreas wird derb und fest.

Der pancreatische Saft zeichnet sich vor den bisher beobachteten Verdauungssäften dadurch aus, dass er auf alle drei Hauptgruppen organischer Nährstoffe: Kohlehydrate, Fette und Eiweisskörper eine chemische Wirkung ausübt. In gleicher Weise wie der Bauchspeichel selbst zeigt auch das aus dem Pancreas eines in Verdauung begriffenen Thieres dargestellte Wasser- oder Glycerinextract (S. 122) chemische Wirksamkeit.

Zunächst wandelt das Pancreasferment oder eins der Pancreasfermente — wahrscheinlich sind es drei verschiedene Fermentstoffe — Stärke ausserordentlich energisch in Dextrin und Zucker um, und zwar ist diese Wirkung, nicht wie bei der Speicheldiastase nur auf gequollene Stärke, den Stärkekleister beschränkt, sondern auch rohes Stärkemehl erfährt verhältnissmässig schnell diese Umsetzung. Weder Zutritt von Magensaft noch der von Galle vermag diese fermentative Wirkung erheblich zu beeinträchtigen.

Auf die Nahrungsfette wirkt der Bauchspeichel (oder das Pancreasextract) in doppelter Weise, physikalisch und chemisch ein: er vertheilt die Fette zu feinsten Fetttröpfchen, bildet damit eine sog. Emulsion, eine undurchsichtige Flüssigkeit von weissem milchartigen Aussehen und zerlegt die Fette in ihre Paarlinge, Fettsäuren und Glycerin, ein Vorgang, den wir bereits als fermentative Verseifung kennen (S. 110).

Erwärmt man gut ausgewaschene, neutral reagirende Butter mit einigen Tropfen alkalischen Bauchspeichels unter Zusatz von etwas Lakmuslösung auf 35° C., so färbt sich die blaue Mischung in kurzer Zeit roth, indem durch den Bauchspeichel aus dem Butterfett Buttersäure abgespalten wird. Die Röthung wird bei weiterer Digestion immer stärker, zum Beweis, dass die Fettspaltung nicht nur bei alkalischer, sondern sogar bei schwach saurer Reaction des Gemisches erfolgt.

Die Fette sind in Wasser unlöslich; schüttelt man Wasser anhaltend mit flüssigem Fett z. B. Olivenöl oder Leberthran, so gelingt es zunächst das Oel durch durch die ganze Flüssigkeit gleichmässig zu vertheilen, zu emulgiren; aber diese Emulsion hat keinen Bestand. Sobald man mit dem Schütteln nachlässt, beginnen die Fetttröpfchen vermöge ihrer geringeren Dichte an die Oberfläche zu steigen, zusammenzufliessen, und bald lagert über dem Wasser eine gelbe Oelschicht. Um das schnelle Zusammenfliessen und Aufsteigen der mittels Schüttelns durch die ganze Flüssigkeit gleichmässig verbreiteten Oeltröpfchen zu verhindern, gibt man der die Fetttröpfchen tragenden Grundflüssigkeit, dem sog. Menstruum, eine schleimige, colloide Beschaffenheit, indem man die Fette, anstatt in Wasser, in einer Lösung von Gummi oder Hühnereiweiss suspendirt. Mit solchen unechten Lösungen gelingt es, Fette und Oele durch Verreiben oder Schütteln so fein zu vertheilen, dass die Fetttröpfchen längere Zeit in der Flüssigkeit suspendirt bleiben. Doch allmälig, schon im Verlauf von $^1/_2$—1 Stunde, steigen auch aus solch' colloidem Menstruum die Oeltropfen mehr oder weniger an die Oberfläche der Flüssigkeit. Die weisse Farbe solcher Emulsionen kommt dadurch zu Stande, dass das Licht an der Oberfläche jedes einzelnen dieser unzähligen kleinen Tröpfchen ausserordentlich stark reflectirt wird. Solche Emulsionen finden wir natür-

lich vorgebildet in der Milch vor, deren Fetttröpfchen (Butterkügelchen) beim ruhigen Stehen allmälig an die Oberfläche steigen und dann den Rahm bilden, ferner in vielen Pflanzensäften z. B. im Milchsaft der Ficoideen, aus dem der Kautschuk gewonnen wird, im Saft des Schöllkrauts, der Wolfsmilch u. A. Haltbarer als die Emulsionen in colloiden Menstruen sind die, welche mit ganz verdünnten Aetzalkali- oder Alkalicarbonatlösungen hergerichtet sind. Allein zur Herstellung derartiger Emulsionen bedarf es solcher Fette, wie wir sie in der Regel als Nahrungsfette schon präformirt zu uns nehmen, d. h. nicht (chemisch) reiner Neutralfette, sondern solcher, welche durch spontane Zersetzung unter dem Einfluss der Luft oder in Berührung mit Wasser oder Eiweissstoffen oder endlich durch die mannigfachen Zubereitungsmethoden, denen z. B. die von uns genossenen fetthaltigen Speisen unterliegen, theilweise zerlegt, ranzig geworden sind, also neben Neutralfett bald mehr, bald weniger an freien Fettsäuren enthalten (S. 104).

Brücke hatte gemeint, dass zum Zustandekommen einer Emulsion im Falle ranziger, also freie Fettsäuren enthaltender Fette in alkalischen Flüssigkeiten äussere mechanische Kräfte, mindestens ein Schüttelstoss erforderlich ist. Dagegen hat Gad gezeigt, dass schon bei blosser Berührung von ranzigem Oel z. B. Leberthran mit einer $^1/_4$—$^1{}_2$ proc. Sodalösung, ohne weitere mechanische Kräfte, sich die schönste milchartige Emulsion bildet und zwar in solcher Menge, als man unter Anwendung äusserer mechanischer Kräfte erhalten würde. Es verbindet sich nämlich die zwischen den Fetttröpfchen vorhandene Fettsäure vermöge ihrer chemischen Affinität mit dem Alkali zu Seife, und von dieser Seifenlösung wird das übrige Oel nach und nach emulgirt. Wenn nun aber neutrales (fettsäurefreies) Fett, der Einwirkung des aus Pancreasfisteln gewonnenen Secretes ausgesetzt, die Eigenschaft erlangt, bei blosser Berührung mit alkalischen Flüssigkeiten eine gute Emulsion zu liefern, so ist diese Wirksamkeit darauf zurückzuführen, dass durch das fettspaltende Ferment des Pancreas aus dem Neutralfett allmälig Fettsäuren abgespalten werden. Die Güte des Emulgirvermögens des Bauchspeichels ist wohl von dem Zusammentreffen dreier, jene Fähigkeit begünstigenden Momente abhängig: einmal von der Viscosität (Zähigkeit, Klebrigkeit) des Bauchspeichels infolge seines reichlichen Gehaltes an Eiweiss, sodann von seinem Gehalt an alkalischen Stoffen (Alkalicarbonate) und endlich von seinem Gehalt an Seifen, und zwar nicht nur den geringen in ihm präformirt vorhandenen Seifen, sondern was wesentlich ist, von den Seifen, welche sich durch Verbindung der durch das Pancreasferment aus dem Fett abgespaltenen Fettsäuren mit dem Alkali des Bauchspeichels selbst und, im Körper innerhalb des Darmrohres, mit den Alkalien der Galle (gallensaure Alkalien) bilden. Auch die Galle gibt vermöge ihres Gehaltes an gallensauren Alkalien und Seifen mit ranzigem Fett eine Emulsion, die indess schlechter, weniger haltbar ist als die durch den Bauchspeichel hergestellte. Dagegen stört die Galle nicht nur nicht die fettspaltende Wirkung des Bauchspeichels, vielmehr befördert sie sogar nach Nencki die Fett-

spaltung, indem bei Zusatz von Galle $2^1/_2$—3mal mehr Fett gespalten wird, als ohne Galle.

Auf die unlöslichen Eiweisskörper wirkt der Bauchspeichel und das Pancreasextract eines in der Verdauung begriffenen Thieres sehr energisch lösend und zwar, da hier eine freie Säure nicht vorhanden ist, ohne vorgängige Quellung, vielmehr erweist sich Zusatz von kohlensaurem Alkali, welches ja auch im Bauchspeichel vorkommt, als die Verdauung beschleunigend; am besten geht die Fibrinverdauung in einem Pancreasauszuge vor sich, der etwa 1 pCt. Natriumcarbonat enthält. Das eiweisslösende oder besser eiweissspaltende Ferment nennt Kühne: Trypsin. Unter der Einwirkung des Bauchspeichels auf Fibrin entstehen zunächst Globuline, welche bei Verdünnung des Verdauungsgemischs ausfallen (S. 12), sodann Peptone. Die durch das Pancreas gebildeten Peptone unterscheiden sich von den Magenpeptonen (S. 123) in einzelnen, doch nicht sehr wesentlichen Eigenschaften: sie sind gleichfalls in Wasser löslich und geben, mit Natronlauge und tropfenweise mit einer dünnen Kupferlösung versetzt, in der Kälte eine tiefrothe bis purpurrothe Farbenreaction. Alsdann treten eine Reihe von amidartigen Körpern auf, sog. Amidosäuren: Leucin (Amidocapronsäure), Tyrosin (Phenyloxyamidopropionsäure), Asparaginsäure (Amidobernsteinsäure), Glutaminsäure (Amidopyroweinsäure) u. A. Weiterhin treten in einem alkalischen Pancreasgemisch tiefer greifende Zersetzungen unter mächtiger Gasentwicklung und Dunkelfärbung der Flüssigkeit auf, die sich für den Geruch schon als Fäulnisswirkungen documentiren. Es entstehen eine Reihe flüchtiger Fettsäuren, ferner was besonders hervorzuheben ist, eine Reihe von, der aromatischen Gruppe angehörigen Verbindungen (S. 157): Phenol, Indol und Scatol, welch' letzteren beiden das Gemisch seinen eigenthümlichen äusserst penetranten fäkalartigen Geruch verdankt. Der Bauchspeichel und der wässrige Pancreasauszug bilden bei Gegenwart freien Alkalis eine ausserordentlich günstige Brutstätte für die rapide Entwicklung der fast überall in der Luft schwebenden sowie mit den Nahrungsmitteln eingeführten Fäulnisskeime, daher man auch in einem alkalisch gemachten wässrigen Pancreasauszuge so ausserordentlich rasch, besonders bei Bluttemperatur (ca. 40°) Fäulnissprocesse auftreten sieht. Auf diese durch das Pancreas angeregten und unterhaltenen Fäulnisswirkungen gehen wir besser bei der Frage von der Umwandlung und den weiteren Schicksalen der Nährstoffe im Darm ein; dort sollen auch die einzelnen hierbei gebildeten Producte besprochen werden. Saure Reaction des Gemisches verzögert oder hemmt den Eintritt bez. den Ablauf der Fäulniss.

Heidenhain hat gezeigt, dass das lebende Pancreas nicht Trypsin präformirt enthält, sondern nur eine Vorstufe, eine Muttersubstanz desselben, das sog. Trypsinogen, aus dem unter gewissen Bedingungen das Trypsin erst abgespalten wird. Das unmittelbar nach der Tödtung des Thieres hergestellte Glycerinextract des Pancreas verdaut Fibrin nicht; durch 24stündiges Liegen an der Luft, Ver-

dünnen des unwirksamen Glycerinauszuges mit vielem Wasser, Behandeln des Pancreas mit Alcohol in der Wärme wird das Trypsin abgespalten.

Auch bei der ohne Mitwirkung des Pancreas, durch die Fäulnisskeime der Luft allein angeregten Fäulniss des Eiweiss entstehen Peptone, Amidosäuren, Indol, Phenol etc. Man hat daher eine specifische Wirkung des Trypsin ganz leugnen und alle bei der Pancreasverdauung gebildeten Substanzen als Fäulnissproducte deuten wollen. Dass jedoch die Bildung von Peptonen und Amidosäuren auf Trypsinwirkung zurückzuführen ist, geht nach Kühne daraus hervor, dass in einem Pancreasextract, in welchem vermöge des Zusatzes von Salicylsäure (1/3 pCt.) oder Essigsäure (1/2 pCt.) Fäulnissvorgänge nicht auftreten, Peptone und Amidosäuren als Verdauungsproducte nachweisbar sind. Es erscheint noch bemerkenswerth, dass nach Hoppe-Seyler das Haemoglobin weder durch den Bauchspeichel noch durch Fäulniss angegriffen wird.

Leucin $C_6H_{13}NO_2$, Amidocapronsäure $C_5H_{10}(NH_2).COOH$, findet sich ausser als Bestandtheil des Pancreas und seines Saftes noch in der Leber, Milz u. A., entsteht auch bei längerem Kochen von Eiweiss mit Säuren. Perlmutterglänzende Blättchen, löslich in Wasser, unlöslich in kaltem Alcohol und Aether. Aus der heissen alcoholischen Lösung fällt es beim Erkalten krystallinisch aus. Es verbindet sich sowohl mit Säuren als mit Basen. Bei Behandlung mit Jodwasserstoff zerfällt es zu Ammoniak und Capronsäure.

Tyrosin $C_9H_{11}NO_3$, seiner durch Synthese von Erlenmeyer und Lipp festgestellten Constitution nach eine Phenyloxyamidopropionsäure $C_6H_4.HO.CH_2.CH(NH_2).COOH$, findet sich meist in Begleitung von Leucin und entsteht wie letzteres aus dem Eiweiss beim Kochen mit Säuren. Weisse lange Nadeln, schwer löslich in kaltem, ziemlich leicht löslich in kochendem Wasser, unlöslich in Alcohol und Aether. Erhitzt man eine sehr verdünnte Lösung von Tyrosin mit salpetersaurem Quecksilberoxyd, das eine Spur salpetrigsauren Oxyds enthält (Millon's Reagens), so färbt sie sich schönroth, weiterhin entsteht ein braunrother Niederschlag. Diese Reaction ist ausserordentlich empfindlich.

Asparaginsäure $C_4H_7NO_4$, Amidobernsteinsäure $C_2H_3(NH_2).(COOH)_2$. Seidenglänzende rhombische Krystalle, in kaltem Wasser und Weingeist schwer, in siedendem Wasser leicht löslich. Zweibasische Säure, bildet neutrale und saure Salze, vermag sich vermöge des NH_2-Restes, den sie enthält, auch mit Basen zu verbinden. Sie entsteht ebenfalls bei der Zersetzung des Eiweiss durch verdünnte Schwefelsäure.

Darmsaft. Im ganzen Verlauf des Dünn- und Dickdarms tritt zu den bereits besprochenen Secreten noch der sog. Darmsaft hinzu, welcher von den durch die ganze Schleimhaut dichtgedrängt stehenden kleinen tubulösen Drüsen, den Lieberkühn'schen Drüsen geliefert wird. Am reichlichsten dicht hinter dem Magen, im Anfangstheil des Duodenum, doch auch durch das ganze Duodenum verbreitet, beim Pferde, wenn auch sparsamer, sogar im Anfangstheil des Jejunum etwa bis 7 Meter hinter dem Pylorus, finden sich die in der Submucosa gelegenen,

acinösen Brunner'schen Drüsen. Den Darmsaft frei von Beimengung der Galle und des Bauchspeichels zu erhalten, ist äusserst schwierig. Am besten gelingt es noch durch Anlegung einer Darmfistel. Von einer Dünndarmschlinge wird ein etwa 30—50 Ctm. langes Stück ausgeschnitten, das zurückgebliebene obere und untere Darmende mit einander genau vernäht, so dass der Darm wegsam bleibt und nur um das ausgeschnittene Stück verkürzt ist. Das aus seiner Continuität getrennte, aber in Verbindung mit seinem Mesenterium gelassene Darmstück wird sorgfältig entleert, dann das eine Ende durch die Naht verschlossen, die Ränder des anderen offenen Endes in die Wunde der Bauchwand eingenäht und mit ihr zum Verheilen gebracht (Thiry'sche Fistel). Oder man leitet beide offene Enden des ausgeschnittenen Darmstückes nach aussen und lässt beide in der Bauchwunde einheilen (Vella'sche Fistel). Man hat so eine vom übrigen Darm isolirte, nach aussen sich öffnende Darmschlinge, in welcher der sich ansammelnde Inhalt dem Secret der Lieberkühn'schen (und event. der Brunner'schen) Drüsen höchst wahrscheinlich entstammt. Dieser in spärlicher Menge gewonnene Saft stellt eine ziemlich zähe, stark alkalische Flüssigkeit von ca. 1,01 spec. Gewicht mit $1^1/_4$ bis $2^1/_2$ pCt. fester Stoffe vor. Neben in der Hitze gerinnbarem Eiweiss findet sich darin Mucin, unter den anorganischen Salzen vorwiegend Natriumcarbonat und Kochsalz. Die Untersuchungen von Demant, Frick, K. B. Lehmann u. A. haben eine nennenswerthe verdauende Einwirkung des Darmsaftes von Carni-, Herbi- und Omnivoren weder auf Eiweisskörper noch auf Fette constatiren können. Am ehesten noch wird Stärkekleister vom Darmsaft in Zucker übergeführt. Die Bedeutung des Darmsaftes ist höchst wahrscheinlich einmal in dessen Alkaligehalt zu suchen, insofern derselbe zur Neutralisirung und Alkalisirung des sauren Chymus beiträgt, sodann nach Hoppe-Seyler in dem Mucingehalt, insofern das Mucin durch Fäulniss nicht angegriffen wird, eine schützende Decke für die Darmepithelien bildet und das Gleiten der festen Massen im Darm und die leichte Fortbewegung derselben befördert. Auch über die Bedingungen und Mengenverhältnisse der Ausscheidung des Darmsaftes ist noch wenig bekannt.

Schicksale der aus dem Magen in den Darm übergetretenen Nährstoffe und Verlauf der eigentlichen Darmverdauung. Das infolge der Durchtränkung mit dem Magensaft saure Gemisch der gelösten, ungelösten und bald mehr bald weniger veränderten Stoffe, welches als Chymus in das Duodenum übertritt, trifft sehr bald mit der Galle zusammen. Infolge der sauren Reaction wird zunächst aus den gallensauren Alkalien die schwer lösliche Glykocholsäure, ferner das Mucin ausgefällt, und damit fallen auch die in der Galle nur durch die gallensauren Alkalien in Lösung gehaltenen Stoffe, das Bilirubin und Cholestearin nieder und bilden einen dicken zähen harzigen Niederschlag, welcher der Dünndarmschleimhaut anhaftet. Anderseits fällt die infolge der sauren Reac-

tion frei gewordene Taurocholsäure nach Maly die nicht peptonisirten Eiweisskörper, das coagulirbare Albumin und das Syntonin (Acidalbumin) quantitativ genau in Flocken aus: die Hemialbumose (Propepton, S. 123) und die Peptone bleiben in Lösung. Gleichzeitig fällt damit das Pepsin aus, das wie alle Fermentstoffe die Eigenschaft besitzt, sich feinvertheilten Niederschlägen anderer Substanzen, welche in seinen Lösungen erzeugt werden, hartnäckig anzuhängen. Mit der Ausfällung des Pepsin hört dessen fernere Wirksamkeit auf, die Pepsinverdauung ist beendet. Dieser Umstand ist deshalb von grosser Bedeutung, weil Pepsin in saurer Lösung die Wirkung des Pancreasferments, des Trypsin aufhebt, das Trypsin so zu sagen verdaut. Von diesem Momente ab beginnt die Trypsinverdauung, welche, wie wir gesehen, auch in schwach sauren Lösungen vor sich geht (S. 152). Die saure Reaction des Gemischs von Chymus und Galle geht auf dem Wege vom Duodenum bis zum Ileum infolge der Sättigung der freien Säure durch das Alkali des zuströmenden Bauchspeichels und Darmsaftes in die neutrale und weiterhin in die alkalische über. Sobald die Reaction alkalisch wird, löst sich der harzige Gallenniederschlag allmälig wieder, auch das niedergeschlagene, etwa noch vorhandene Pepsin geht wieder in Lösung, aber, obwohl nun gelöst, kann es doch seine Wirksamkeit nicht mehr entfalten noch die Trypsinverdauung beeinträchtigen, fehlt es doch an freier Säure, die zur Wirksamkeit des Pepsin unbedingt erforderlich ist. Der Speisebrei zeigt im Anfang des Dünndarms an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Schichten eine wechselnde Reaction: zuerst überall sauer, wird er allmälig in den der Darmwand anliegenden Partien neutral, weiterhin auch alkalisch, während die innersten, der Mitte des Darmlumen nächsten Schichten noch saure Reaction darbieten können, bis schliesslich in allen Schichten des Speisebreies neutrale bis alkalische Reaction nachweisbar ist. Bei den Carnivoren erhält sich bei reiner Fleischfütterung die saure Reaction des Darminhaltes auf lange Strecken des Dünndarms, meist findet man aber beim Hunde 9—12 Zoll unterhalb des Pylorus wieder neutrale, seltener alkalische Reaction. Im Dünndarm finden dann diejenigen Veränderungen des Speisebreies statt, welche der Bauchspeichel herbeizuführen vermag: sowohl die gequollene Stärke als die rohe Stärke, soweit diese aus den Pflanzenzellen extrahirbar ist, wird in Zucker verwandelt, das noch unangegriffene Eiweiss geht in Peptone, weiterhin in Leucin und Tyrosin über, die Fette werden theils gespalten, theils emulgirt, sodass ein grosser Theil der bisher noch unangegriffenen Nährstoffe des Speisebreies in lösliche oder doch zum Uebergang in die Körpersäfte geeignete Form übergeführt wird.

Länge und Capacität des Darmcanals bei den Säugethieren. Es verhält sich die Länge des Darmcanals zur Körperlänge, von der Nase bis zum After gemessen, bei

Schaf und Ziege wie	26 : 1
Rind . . . „	20 : 1

Schwein . . wie 16 : 1
Pferd . . . „ 12 : 1
Mensch[1]) . . „ 9 : 1
Hund . . . „ 5 : 1
Katze . . . „ 4 : 1

Es ergibt sich hieraus, dass der Darm der Herbivoren ausserordentlich viel länger ist als der Omnivoren und Carnivoren. Nur das Pferd macht eine Ausnahme, insofern sein Darm verhältnissmässig kürzer ist, als der des Schweins; indessen ist diese Ausnahme nur eine scheinbare. Der Darm beim Pferde ist zwar nicht so lang als beim Schwein, aber seine Weite, seine Capacität, seine Ausbuchtungen sind stärker entwickelt als beim Schwein. Vergleicht man die Capacität des Darmcanals (excl. Magens), so findet man für das

Rind . . . . 80 Liter
Pferd . . . 200 „
Schwein . . . 27 „
Hund . . . 8 „

Hier stossen wir auf die grösste Capacität beim Darm der Herbivoren, auf die kleinste bei den Carnivoren, in der Mitte zwischen beiden stehen die Omnivoren. Dass die Capacität des Pferdedarms $2^1/_2$mal so gross ist, als die des Rinderdarms kann nicht befremden, wenn man sich erinnert, dass dafür die Mägen des Rindes eine Capacität von ca. 200 Liter besitzen, während die des Pferdemagens nur 10—18 Liter beträgt, sodass die Capacität des Magens und Darms beim Rind immer noch grösser ist, als beim Pferde. Dem gegenüber beträgt die Oberfläche der Darmschleimhaut beim

Rind . . . 15 □ Mtr.
Pferd . . . 15,5 „
Schwein . . 3 „
Hund . . . 0,5 „

Auch hier rangirt der Herbivorendarm obenan, der der Carnivoren zu unterst, der der Omnivoren steht in der Mitte. Schon Eingangs dieses Capitels bei der allgemeinen Betrachtung der Aufgaben, welche den mechanischen und chemischen Hülfsmitteln für die Verdauung zugedacht sind (S. 111), ist angedeutet worden, weshalb die schwerer auszulaugenden, in feste Cellulosekapseln eingeschlossenen pflanzlichen Futtermittel einen so viel längeren Aufenthalt im Darm behufs Extraction der für den Körper verwerthbaren Stoffe benöthigen. Die ausserordentlich grosse Länge und Capacität des Herbivorendarms sichert das längere Verweilen der Futterstoffe, ferner können die lange Zeit hindurch im Darm angehäuften Futtermassen allen den weiteren chemischen Processen unterliegen, welche im Darmcanal, begünstigt durch den Bauchspeichel und die mit der Luft wie mit dem Futter eingeführten Gährungs- und Fäulnisskeime, auftreten; es sind dies die Fäulnissprocesse, deren wir schon beim Bauchspeichel als im Gefolge seiner länger dauernden Einwirkung auf Nährstoffe gedacht haben.

Darmperistaltik. Während der Speisebrei im Dünndarm

[1]) Das häufig angeführte Verhältniss 6 : 1 bezieht sich auf die Länge des Darms zur gesammten Körperlänge (vom Scheitel bis zur Sohle) und ist daher beim Vergleich mit den anderen Säugethieren nicht verwerthbar.

chemischen Veränderungen unterliegt, wird er, gleichwie dies bei der Speiseröhre beschrieben worden ist (S. 119), durch peristaltische Bewegungen der glatten Muskelfasern der Darmwand in der Richtung vom Pylorus zum After langsam und allmälig fortbewegt. Daneben aber verschwindet, wie dies schon im Magen der Fall ist, ein Theil der in Lösung gegangenen Stoffe aus dem Darmrohr: er geht, wie weiterhin noch eingehender betrachtet werden soll, durch die Darmwand hindurch in die Körpersäfte über. Es nimmt also die Menge des Speisebreies auf dem Wege vom oberen zum unteren Darmende hin successive und allmälig ab. Bei den Carnivoren scheint in dieser Hinsicht ein eigenthümliches Verhältniss obzuwalten. Denn gleichviel zu welcher Zeit der Verdauung man einen mit Fleisch gefütterten Hund untersuchen mag, niemals findet man seinen Dünndarm wie bei den Omnivoren und vollends den Herbivoren mit Inhalt prall gefüllt, auch auf der Höhe der Verdauung zwischen der 6. und 10. Stunde nach der Futteraufnahme zu einer Zeit, wo das Pancreas von hellrothem Blut durchsetzt ist, findet man keinen wesentlichen, das Darmrohr erfüllenden Inhalt, nur einen gallig gefärbten zähen der Wandung anhaftenden Belag. Der Dünndarm erscheint daher nicht als ein gefülltes Rohr, sondern als ein mehr oder weniger abgeplatteter Cylinder (Jejunum oder Leerdarm). Es macht dies den Eindruck, als ob hier eine Regulationsvorrichtung eigenthümlicher Art bestände, infolge deren nur so viel aus dem Magen in den Darm geworfen wird, als dieser verarbeiten und durch seine Wand hindurchtreten lassen kann, daher niemals ein beträchtlicher Inhalt das Lumen des Darmrohrs erfüllt. Wodurch diese Regulation bewirkt wird, steht dahin.

Gährungsprocesse im Darm. Je weiter der Speisebrei im Dünndarm nach abwärts rückt, desto mehr gehen die eigentlichen Verdauungsvorgänge in Gährungs- und Fäulnissprocesse über, und zwar trifft hier im Allgemeinen die Regel zu, dass diese Processe nur in geringem Umfang bei den Carnivoren, reichlicher schon bei den Omnivoren, in sehr grosser Extensität bei den Herbivoren ablaufen. Der Hauptsitz dieser Gährungen ist bei Pflanzenfressern der Dickdarm, und zwar dessen erster Abschnitt, der Blinddarm. Es zeigt sich hier das interessante Verhältniss, dass bei denjenigen Thieren, welche wie die Wiederkäuer Vormägen besitzen, in denen die Futterstoffe länger verweilen und Macerations- und Gährungsprocessen unterliegen, nur ein kurzer Blinddarm vorhanden ist, bei denjenigen Herbivoren aber, welche nur einen einfachen Magen haben, wie z. B. die Einhufer und bei denen die Futterstoffe in kurzer Zeit den Magen und Dünndarm passiren, ein ausserordentlich entwickelter Blinddarm sich findet, beim Pferde ein solcher von 1 Mtr. Länge und bis zu 30 Liter Capacität, also fast der doppelten Capacität des Magens. Hier kommt noch das die Gährungen begünstigende mechanische Moment hinzu, dass die Futtermassen, welche schon in 12—20 Stunden in den Blinddarm gelangen, dort 24 Stunden stagniren, ehe sie aus dem Blindsack des Coecum wieder in das Colon gelangen und weiter nach abwärts fortbewegt werden.

Im Dickdarm erfolgen die peristaltischen Bewegungen sehr langsam, sodass die mehr und mehr eingedickten Contenta in den durch die halbmondförmigen Schleimhautfalten des Colon gebildeten zelligen Ausbuchtungen, den Haustra coli nur ganz allmälig weiter abwärts rücken.

Die Fäulniss- und Gährungsprocesse werden begünstigt durch einen reichlichen Wassergehalt, alkalische Reaction des Gemischs, Gegenwart des Bauchspeichels, alles Momente, welche der Darm der Omnivoren meist, der der Herbivoren fast ausnahmslos darbietet. Wie für alle Fermentationen ist eine hohe Temperatur (um 40° C.), wie sie sich im Darm vorfindet, ein weiteres begünstigendes Moment. So weit also die im Speisebrei enthaltenen Stoffe noch nicht gelöst und aus der Darmhöhle verschwunden sind, unterliegen sie den Gährungsprocessen.

Bei der Fäulniss des Eiweiss entstehen im Darm wie ausserhalb des Körpers ausser Amidosäuren (S. 151), sowie Ammoniak, Kohlensäure und Schwefelwasserstoff, nach den Untersuchungen von Nencki, Baumann, Salkowski, Brieger u. A., Phenol, resp. Kresol, Indol, Scatol, Phenylessigsäure, Phenylpropionsäure (Hydrozimmtsäure), sämmtlich Körper der aromatischen Reihe, deren Bildung durch die Fäulniss um so merkwürdiger ist, als diese Substanzen schon in geringen Mengen fäulnisswidrig, antiseptisch wirken.

Phenol (Carbolsäure) C_6H_6O, das Hydroxyl des Benzol $C_6H_5.OH$, in weissen Nadeln und langen Prismen krystallisirend, in Wasser zu 6 pCt. löslich, leicht löslich in Alcohol, gibt mit Eisenoxydsalzen eine violette Färbung, die durch Säuren aufgehoben wird, und mit Bromwasser einen Niederschlag von weissem Mono- und Dibromphenol; fügt man weiter Bromwasser hinzu bis zur schwachen Gelbfärbung des Gemischs, so entsteht Tribromphenol $C_6H_2Br_3.OH$. Die Bromreaction gelingt noch bei 1 Th. Phenol auf 50000 Th. Wasser.

Kresol C_7H_8O, das Methylsubstitutionsproduct des Phenol $C_6H_4(CH_3).OH$, farblose Prismen von phenolartigem Geruch, in Wasser schwer löslich, gibt mit Eisenoxydsalzen eine blaue Färbung.

Indol C_8H_7N, in Wasser sehr schwer, in Alcohol und Aether leicht löslich, färbt sich in Wasser gelöst mit verdünnter rauchender Salpetersäure blutroth und gibt bei grösserer Concentration eine rothe Fällung von Nitrosoindol.

Scatol C_9H_9N, eine weisse krystallinische Substanz von eigenthümlich reizendem, äusserst widrigen Fäkalgeruch, in Wasser noch schwerer löslich als Indol. Seine wässrige Lösung gibt mit verdünnter rauchender Salpetersäure versetzt eine milchige Trübung.

Bei fortgesetzter Fäulniss können nach E. und H. Salkowski auch Bernsteinsäure, Palmitinsäure u. A. entstehen.

Alles was von den Amylaceen der Nahrung bis dahin nicht gelöst und aus dem Darm verschwunden ist, kann gleichfalls der Fäulnissgährung unterliegen, und zwar entstehen bei der Gährung der Kohlehydrate vorzugsweise Milchsäure $C_3H_6O_3$ (und zwar Gährungs- oder Aethylidenmilchsäure $CH_3.CH.OH.COOH$) und fette Säuren theils flüchtiger theils fester Art. So treten bei der Fäulniss der Kohle-

hydrate nach Hoppe-Seyler auf: Ameisensäure CH_2O_2, Essigsäure $C_2H_4O_2$, Propionsäure $C_3H_6O_2$, Buttersäure $C_4H_8O_2$, Butteressigsäure, Capronsäure $C_6H_{12}O_2$ und auch höher constituirte feste Fettsäuren. Ein Theil dieser Säuren bleibt in dem Fäulnissgemisch nur vorübergehend bestehen, so zerfällt Ameisensäure in Kohlensäure und Wasserstoff, Essigsäure wenn auch schwerer in Kohlensäure und Grubengas. Längere Zeit erhalten sich die höher constituirten Fettsäuren unzersetzt.

Die Fette endlich, soweit sie nicht aus dem Darmrohr verschwunden sind, zerfallen durch Gährungsprocesse (wie durch den Bauchspeichel) in ihre Paarlinge: Fettsäuren und Glycerin, von denen die ersteren nicht weiter angegriffen werden, während das Glycerin, wie es scheint, analoge Umsetzungen wie die Kohlehydrate erleidet. Residuen der Fettsäuren, soweit sie nicht durch die Darmwand in den Körper übergetreten sind, verbinden sich mit den im Darm vorhandenen Erdsalzen zu Kalk- und Magnesiaseifen, die sich denn auch zumeist im Koth vorfinden.

Bei der Mannigfaltigkeit, in der diese Processe mit und neben einander ablaufen können, ist leicht verständlich, dass die Reaction des Darminhaltes an verschiedenen Stellen sich verschieden erweist. Häufig in der Nähe der Darmwand alkalisch, zeigt der Darminhalt in der Mitte saure Reaction, insbesondere tritt diese im Dickdarm nach einer an Amylaceen reichen Nahrung auf; es ist dies nach dem bei der Gährung der Kohlehydrate Angeführten wohl begreiflich. Sehr bemerkenswerth ist es indess, dass der Inhalt des so geräumigen Blinddarmes beim Pferde in der Regel eine alkalische Reaction darbietet; es findet also in der Norm die saure Gährung der Kohlehydrate darin nur in so beschränktem Maasse statt, dass die gebildeten Säuren durch das Alkali der Galle, des Bauchspeichels und des Darmsaftes bezw. des faulenden Eiweiss neutralisirt werden können. Dagegen zeigt der Blinddarminhalt des Kaninchens meist eine saure Reaction. Je weiter der Inhalt nach abwärts rückt, desto mehr Wasser verschwindet aus ihm, desto fester wird der Darminhalt, und damit wird den Gährungs- und Fäulnissprocessen eine der für ihr Zustandekommen wirksamsten Bedingungen mehr und mehr entzogen.

Wirkung der Galle im Darm. Auf Eiweissstoffe wirkt die Galle gar nicht, auf Stärkekleister nur wenig ein (S. 146). Dagegen befördert die Galle die Emulgirung des Fettes, indem sich ihre Alkalisalze mit den durch den Bauchspeichel aus den Fetten abgespaltenen Fettsäuren zu Seifen verbinden, auch emulgirt die Galle selbst Fette, wenn auch viel weniger gut als der Bauchspeichel. Ferner ist in Anschlag zu bringen, dass bei Gegenwart von Galle die Fettspaltung durch den Bauchspeichel in grösserem Umfange erfolgt als ohne Galle (S. 150). Die Bedeutung der Galle für die Neutralisirung des sauren Chymus und die durch Ausfällung des Pepsins nunmehr ermöglichte Trypsinverdauung ist gleichfalls gewürdigt worden (S. 154). Hat man einem Hund, nach vorgängiger Absperrung des Duct choledochus vom

Darm, eine mit der Wunde der Bauchwand zur Verheilung gebrachte Gallenblasenfistel angelegt, sodass sich die Galle nur nach aussen und keine Spur davon in den Darm entleert, so beobachtet man vorausgesetzt, dass der Hund sonst bei gutem Befinden und Appetit ist, starke Gasentwicklung im Darm und sehr erschwerten Stuhl; die Excremente werden mangels des Gallenfarbstoffs im Darm fast grauweiss, thonfarben und sehr hart und entwickeln einen penetrant üblen Geruch. Aehnliches beobachtet man, wenn Menschen infolge vorübergehender Störung des Gallenergusses in die Darmhöhle gelbsüchtig, icterisch werden. Ausschluss der Galle vom Darm übt also die Wirkung aus, dass die Contenta den Darm langsamer passiren; es scheint demnach die Galle die Peristaltik des Darms zu beschleunigen und ferner das Ueberhandnehmen der Fäulnissprocesse über ein gewisses Maass hinaus zu beschränken. Da indess die Galle selbst leicht fault, so dürfte die Verzögerung der Fäulniss darauf allein zurückzuführen sein, dass infolge der durch die Galle angeregten Darmperistaltik die Contenta schneller den Darm passiren, sodass sich nicht eine so starke Fäulniss entwickeln kann, als wenn sie längere Zeit im Darm verweilen. Schwann, dem zuerst (1844) die Anlegung einer permanenten Gallenfistel an zwei Hunden gelungen ist, sah seine Fistelhunde im Laufe von etwa 6 Wochen unter den Erscheinungen allgemeiner Erschöpfung (Marasmus) zu Grunde gehen, nicht anders als wenn sie verhungert waren, und glaubte daraus schliessen zu dürfen, dass die Galle für die Verdauung absolut nothwendig sei. Blondlot hat indess bald danach gezeigt, dass Gallenfistelhunde Jahre lang am Leben erhalten werden können, nur muss man ihnen grössere Futtermengen verabreichen, als für sonst unversehrte Hunde von gleichem Körpergewicht erforderlich ist. Infolge des Ergusses der Galle nach aussen (pro Krgm. Hund in 24 Stunden etwa 20 Grm. Galle mit 1 Grm. fester Stoffe) erleiden die Thiere mit Gallenfistel einen nicht unbeträchtlichen Verlust an Substanz. Erfolgt auch die Aufnahme des Eiweiss und der Kohlehydrate der Nahrung vom Darm in die Säfte bei Gallenfistelthieren in genau demselben Umfange wie bei gesunden, so tritt doch, wie schon Bidder und Schmidt dargethan haben, nach Anlegung der Gallenfistel vom Fett der Nahrung erheblich weniger in die Säfte über als vorher; nach C. Voit und Röhmann beim Hunde, nach Fr. Müller auch beim Menschen höchstens 40—50 pCt. von dem eingeführten Fett, daher auch der Koth von Gallenfistelthieren entsprechend reicher an Fett, besonders an den im Darm aus dem Fett abgespaltenen Fettsäuren ist. Andererseits haben Colin und Bérard Thiere, denen das Pancreas unterbunden oder zerstört war, wachsen und um das Vielfache an Gewicht zunehmen sehen; auch hat Schiff feststellen können, dass Hunde, denen das Pancreas ausgeschaltet war, noch bis zu 150 Grm. Fett pro Tag verdauten. Demnach spielt die Galle für den Uebergang der Fette aus der Darmhöhle in die Körpersäfte eine wesentliche Rolle.

Für den Uebertritt des Fettes aus der Darmhöhle in das Gewebe ist die Adhäsion der Galle zu Fett ein förderndes Moment; diese Adhäsion kann man sich

einfach so vor Augen führen, dass man Filtrirpapier mit Oel tränkt und neben einander einen Tropfen Wasser und Galle daraufschichtet: man sieht dann ersteren lange Zeit unverändert stehen bleiben, während letzterer in wenigen Augenblicken eingesogen wird.

Die in den Darm ergossene Galle unterliegt im weiteren Verlauf ebenfalls der Fäulniss, die Gallensäuren werden in ihre Paarlinge zerlegt und zwar die Taurocholsäure schneller als die schwerer spaltbare Glycocholsäure, das so frei gewordene Taurin und Glycocoll tritt aus dem Darm höchst wahrscheinlich wieder in den Körper zurück. In der That findet sich in den Faeces der Hunde und Kühe Cholalsäure, zum Theil zerfällt die Cholalsäure durch weitere Zerlegung unter Wasserabspaltung in Dyslysin (S. 141). Das Bilirubin der Galle zerfällt durch Fäulniss im Darm zu Biliprasin, das die Gmelin'sche Gallenfarbstoffreaction nicht mehr gibt, und tritt als solches, zum Theil aber auch in Form eines Reductionsproductes des Bilirubin, des Hydrobilirubin oder Urobilin, das wir beim Harne näher kennen lernen werden, in die Faeces über. Indess wird nur ein Theil der Säuren und des Farbstoffes der Galle mit den Excrementen nach aussen geschafft, ein bei weitem grösserer, beim Hunde nach Bidder und Schmidt etwa ¾ der überhaupt gebildeten Gallensäuren, tritt aus der Darmhöhle wieder in das Blut zurück und gelangt von Neuem in der Leber zur Ausscheidung, sodass demnach ein beständiger Gallenkreislauf, ein sog. „intermediärer Gallenkreislauf" von der Leber nach der Darmhöhle und aus dieser durch die Pfortaderwurzeln zur Leber wieder zurück statthat.

Darmgase. Im Dünndarm des Hundes hat Planer 40 pCt. CO_2, 45 pCt. N (Residuen vom N der verschluckten Luft) und etwa 14 pCt. H, herrührend von der Buttersäuregährung der Kohlehydrate (S. 135), gefunden. Bei Fütterung mit den an Kohlehydraten reichen Hülsenfrüchten nahm der H-Gehalt auf Kosten des N bis fast 50 pCt. zu. Im Dickdarm des Hundes überwiegt bei weitem CO_2 (66—98 pCt. CO_2), daneben trifft man etwas H und H_2S, letzteren besonders nach Fleischfütterung an. Beim Menschen fand Planer schon in den Dünndarmgasen Spuren von H_2S, im Dickdarm auch Grubengas CH_4, besonders reichlich (bis zu 13 pCt.) bei Ernährung mit Hülsenfrüchten. Bei Hunden ist Grubengas bisher im Darm nicht beobachtet worden. In dem aufgeblähten Dickdarm eines Pferdes fanden sich 50 pCt. CH_4, 42 pCt. N und 8 pCt. CO_2. Beim Rinde findet sich nach Tappeiner im Dünn- und Dickdarm zumeist CH_4, demnächst CO_2 und etwas H neben 20—30 pCt. N.

Beim Rindvieh und bei Schafen tritt nach dem Genuss grünen feuchten Futters, welches im Darmkanal in Gährung übergeht, nicht selten eine, Erstickung drohende Gasentwicklung auf (Trommelsucht); in solchen Fällen findet man neben wenig N sehr viel CO_2 und CH_4.

Die längere Zeit im Dickdarm zurückgehaltenen Gase treten auf dem Wege der Diffusion in's Blut über und erscheinen so in der Ausathmungsluft, zum Theil werden sie direct per anum ausgestossen. Hieraus erklärt sich das Vorkommen von H und CH_4 in den gasigen Ausscheidungen der Thiere (S. 70).

Ausstossung des Kothes. Je weiter der Darminhalt nach abwärts fortschreitet, desto mehr verschwindet von den löslichen oder durch die Verdauungssäfte gelösten Stoffen durch die Darmwand hindurch in die Leibessubstanz. Es wird also im Dickdarm der Darminhalt mehr und mehr eingedickt. Die unverdauten Residuen der Nahrung resp. des Futters und Alles, was von den in die Darmhöhle ergossenen Verdauungssäften nicht wieder in den Körper zurückgetreten ist, bilden den Koth, die Faeces oder Excremente, welche durch den After nach aussen gestossen werden. Gelangen die Faeces aus der Dickdarmflexur in den Mastdarm, so entsteht Drang zur Kothentleerung. Durch einen nervösen Act wird die Bauchpresse (S. 93) in Thätigkeit versetzt, es ziehen sich die Bauchmuskeln und das Zwerchfell gleichzeitig zusammen, das Zwerchfell steigt nach abwärts (resp. nach hinten) und durch den Druck der Bauchpresse auf den Mastdarminhalt werden die Kothmassen nach unten gedrängt. Es verkürzt sich auch gleichzeitig der M. levator ani, welcher die Beckenhöhle nach unten abschliesst, und streift dadurch gewissermassen den Mastdarm über die nach unten gepressten Kothmassen in die Höhe.

Die Menge, Beschaffenheit und Zusammensetzung des Kothes variirt bei den verschiedenen Thierklassen in sehr erheblichem Grade. Im Allgemeinen ist die Kothmenge bei pflanzlicher Nahrung sowohl absolut als im Verhältniss zu der Menge der eingeführten Nahrungsmittel viel grösser als bei animalischer Kost, weil die Pflanzenkost, wie schon wiederholt berührt, an unverdaulichen oder schwer verdaulichen Stoffen bei weitem reicher ist, daher auch grössere Ueberschüsse von ihnen eingeführt werden müssen, soll der für den Bestand des Organismus erforderliche Bedarf gedeckt werden. Dem entsprechend trifft man die geringsten Mengen von Excrementen bei den Carnivoren an, wenn sie mit Fleisch gefüttert werden, die reichlichsten Kothmengen bei den Pflanzenfressern. Die Omnivoren zeigen, je nachdem sie eine vorwiegend animalische oder vorwiegend vegetabilische Nahrung erhalten, das eine Mal geringe, das andere Mal sehr beträchtliche Kothmengen. Bei Fleischnahrung entleert der Mensch sehr wenig, bei gemischter Kost erheblich mehr und bei vorwiegender Pflanzennahrung reichlich Koth. Die Consistenz des Kothes hängt von seinem Wassergehalt ab, am geringsten ist letzterer, am grössten also die Menge der festen Stoffe (bis zu 50 pCt.) im reinen Fleischkoth, beim Menschen und bei gemischter Nahrung beträgt der mittlere Wassergehalt der festweichen Faeces etwa 75 pCt., ziemlich ebenso viel beim Schwein. Bei den Pflanzenfressern wird bald ein mehr breiiger bis weicher Koth entleert mit einem Wassergehalt von rund 85 pCt., wie beim Rind, bald ein mehr trockener Koth wie beim Pferd mit etwa 75 pCt. Wasser. Schaf, Ziege und Kaninchen geben einen aus kleinen pillenähnlichen Kugeln bestehenden Koth mit einem mittleren Wassergehalt von 55 pCt. Der Koth zeigt bald eine alkalische, bald neutrale, bald saure Reaction; es hängt dies von der In- und Extensität der im Darm stattfindenden Gährungs- und Fäulnissprocesse (S. 157) ab, die sich für den einzelnen Fall nur annähernd übersehen lassen. Im

Allgemeinen ist die saure Reaction auf die Säurebildung infolge Gährung der Kohlehydrate zurückzuführen, wie auch daraus hervorgeht, dass bei einer an Amylaceen sehr reichen Kost die Faeces meist intensiv sauer sind. Die alkalische Reaction des Kothes rührt meist von einer in den untersten Darmpartien eintretenden Fäulniss der Eiweissstoffe her, wobei dieselben unter Bildung von Ammoniak sich zersetzen. Die Farbe des Kothes ist bald pechschwarz, wie beim fleischgefütterten Hunde, bald hell- oder dunkelbraun, wie beim Menschen, bald mehr graugrün wie beim Rind, bald leicht gelb wie beim Pferd. Der Farbstoff selbst ist ein Derivat des Gallenfarbstoffs (S. 140), das Biliprasin, z. Th. auch Urobilin (S. 160).

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Faeces findet man darin Epithelzellen des Darms und Schleimkörperchen, ferner die Elementarformbestandtheile der Nahrungsresiduen: Pflanzenzellen theils geöffnet und ihres Inhalts entleert, theils noch uneröffnet, Spiralgefässe der Pflanzen, Stärkemehlkörner z. Th. noch concentrisch geschichtet; gelblich gefärbte Fetzen von Primitivmuskelfasern, Bindegewebsfasern, Sehnengewebe, elastische Fasern, Fettkügelchen; bei Milchnahrung: Trümmer von Käseklümpchen, aus Casein und Fetttröpfchen bestehend. Nicht selten trifft man, doch nur bei alkalischem Koth, sargdeckelförmige Krystalle von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia, dem sog. Tripelphosphat an.

Ausser Wasser finden sich in den Faeces: Schleim, veränderter Gallenfarbstoff, Cholalsäure resp. Dyslysin und Cholestearin, von der in den Darm ergossenen Galle herrührend, ferner Fette und feste Fettsäuren, letztere theils frei, theils an Kalk und Magnesia zu Erdseifen gebunden, flüchtige Fettsäuren (Butter-, Capron- und Baldriansäure), Nuclein, zuweilen Reste unverdauter Eiweissstoffe, letztere nicht selten bei den Herbivoren. In den Faeces des Menschen sind ferner Spuren von Phenol und Indol, verhältnissmässig reichlich Scatol (S. 157) gefunden worden.

Salze enthält der Koth des Menschen zu etwa 1 pCt., der des Pferdes und Rindes zu $2^1/_2$—3 pCt., der des Schafes zu 6 pCt. und der des Schweines zu 8 pCt., und zwar bestehen sie beim Menschen vorwiegend aus Calcium- und Magnesiumphosphat. Beim Pferd, Rind und Schaf findet sich zu fast $^2/_3$ Kieselerde, ferner ebenfalls Calcium- und Magnesiumphosphat; beim Schwein bestehen die anorganischen Stoffe zu etwa $^2/_3$ aus Sand und zu etwa $^1/_3$ aus Kieselerde, daneben wenig Calcium-, Magnesium- und Eisenphosphat. Von löslichen Salzen: Chlornatrium, kohlensaure (und schwefelsaure) Alkalien enthält der Koth nur wenig. Der hohe Kieselerdegehalt der Aschen von thierischen Excrementen rührt zum Theil von dem Kieselsäurereichthum der zur Nahrung dienenden Gräser und Cerealien, zum Theil aber auch von dem mit dem Futter verschluckten Sand her.

Bei Pflanzenfressern, vorzugsweise bei Pferden sind Darmsteine nicht gerade ein seltener Befund; hier können sie unter Umständen bis zu 20 Pfund schwer werden. Beim Menschen und bei Fleischfressern entstehen sie sehr selten, meist um einen eingeführten Fremdkörper (Fruchtkern, Knochen, Nadeln etc.) als Kern. Sie bestehen hauptsächlich aus phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia und Calciumphosphat bez. Calciumcarbonat; beim Pferd im Mittel aus 15 pCt. Wasser,

5 pCt. Calciumphosphat, 80 pCt. Ammoniummagnesiumphosphat. Fütterung mit Roggenkleie, welche an Phosphorsäure und Magnesia reich ist, gibt bei Pferden die häufigste Veranlassung zur Entstehung grosser Concremente. Bei Kühen und Ziegen sind ab und zu Concremente von zusammengefilzten Haaren beobachtet worden.

Verdaulichkeit der Nahrung. Die Menge und chemische Zusammensetzung der Excremente hat noch insofern ein ganz besonderes Interesse, als die Feststellung dieses Factors zu einem ganz bestimmten Schluss über die Verdaulichkeit der gereichten Nahrung führt. Kennt man nämlich die Menge und chemische Zusammensetzung der Futtermittel, welche innerhalb eines bestimmten Zeitraums, und zwar vortheilhaft einer grösseren Reihe von Tagen einem Thiere gereicht worden sind, und bestimmt man ferner den auf diesen Zeitraum entfallenden Koth, so ist es klar, dass die Differenz beider Werthe die Menge und Zusammensetzung desjenigen Antheils vom Futter ergeben wird, der aus der Darmhöhle verschwunden, d. h. verdaut und in die Leibessubstanz übergegangen ist. Diese Rechnung ist aber nicht ganz scharf, insofern zu dem aufgenommenen Futter und Trinkwasser ja eine recht beträchtliche Menge vom Organismus selbst in Form der Verdauungssäfte hinzugegeben worden ist; aber auch von diesen kehrt der grösste Theil im Verlauf des Verdauungsschlauchs wieder in den Körper zurück, durchläuft also nur einen intermediären Kreislauf, und nur von der Galle wird ein nicht unerheblicher Antheil: Gallensäuren, Gallenfarbstoff und Mucin (S. 160) im Verein mit Resten von Darmsecret, Schleim und Epithelien des Darms mit den Excrementen ausgestossen. Auch ein hungerndes Thier entleert daher Koth, so nach Voit ein 30 Kgrm. schwerer Hund etwa 1,9 Grm. Trockenkoth, eine 3 Kgrm. schwere Katze 0,15 Grm. Trockenkoth pro Tag. Indessen kann dieser Umstand unsere Berechnung nur insoweit beeinflussen, dass der verdaute Antheil des Futters um die mit dem Koth ausgestossenen, vom Körper selbst gelieferten Stoffe, insbesondere Schleim und Gallenstoffe verringert erscheint. Daraus ergiebt sich denn der allgemeine Satz, dass der verdaute Antheil des Futters mindestens gleich Futter minus Koth ist. Wir wollen die Verdaulichkeit, die Grösse der Ausnutzung der Nahrung für die Hauptvertreter der Säugethiere kurz betrachten. Die Carnivoren produciren bei ausschliesslicher Fleischkost nur wenig Koth; ein 35 Kgrm. schwerer Hund producirte bei Fütterung mit $^1/_2$ bis $2^1/_2$ Kgrm. Fleisch nur 27—40 Grm. feuchten Koth mit 9 bis 21 Grm. Trockensubstanz. Bei reiner Fleischnahrung werden also im Mittel nur 1 pCt. der Einnahmen an festen Stoffen mit dem Koth ausgestossen. Die Omnivoren bilden schon grössere Kothmengen; bei einer aus animalischen und vegetabilischen Substanzen gemischten Kost, wie der Mensch sie gewöhnlich zu sich nimmt, werden im Mittel täglich 130 Grm. feuchter und 34 Grm. trockener Koth entleert, entsprechend rund 5 pCt. der in der Nahrung aufgenommenen festen Stoffe, und bei vorzugsweise vegetabilischer Nahrung kann dieses Ver-

hältniss bis auf 13 pCt. steigen, so dass nur $^1/_8$ der festen Theile der Einnahmen ausgenutzt werden. Schweine scheiden bei gemischter Nahrung im Mittel sogar 20 pCt. der Gesammteinfuhr mit dem Koth aus. Dagegen werden saure Milch, Bohnen und Erbsen von Schweinen bis auf unbedeutende Reste (kaum 1 pCt.) ausgenutzt: ebenso verdauen nach Wolff Schweine Fleischmehl, die Rückstände von der Fabrikation des Fleischextractes, ziemlich vollständig. Die grössten Mengen von Faecalstoffen werden von den Pflanzenfressern entleert; von 100 Theilen Einnahme gehen beim Pferd und Rind 40 pCt. mit dem Koth heraus, so dass also nur $^3/_5$ von dem aufgenommenen Futter zur Ausnutzung gelangen. 100 Kgrm. Hund liefern bei ausreichender Fleischnahrung pro Tag etwa 30 Grm., 100 Kgrm. Mensch bei gemischter Kost 50 Grm., 100 Grm. Ochs 600 Grm. Trockenkoth. Worauf schon wiederholt hingewiesen, ist dieser Unterschied darin begründet, dass in den Vegetabilien ein sehr beträchtlicher Theil von Nährstoffen, in von den Verdauungssäften ausserordentlich schwer angreifbaren Cellulosekapseln eingeschlossen, überhaupt nicht verflüssigt wird und in die Leibessubstanz übergeht, sondern unverdaut, zumal wenn die Hülle infolge ungenügenden Kauens nicht gesprengt wurde, mit dem Koth abgeht.

Ausnutzung der einzelnen Hauptklassen der Nährstoffe im Darm. Beim Fleischfresser treten ca. 98 pCt. vom verfütterten Eiweiss auch wirklich in den Körper über. Vom Menschen werden nach J. Ranke, Rubner u. A. bei mittlerem Kostmaass bei Fleisch-, Eier- und Milchnahrung vom eingeführten Eiweiss $2^1/_2$ bis höchstens 6 pCt., bei vegetabilischer Nahrung erheblich mehr mit dem Koth ausgestossen und zwar bei Hülsenfrüchten etwa 15 pCt., weit mehr bei Reis, Brod und Kartoffeln, bei letzteren bis zu 30 pCt. Die Kohlehydrate werden im Darm des Menschen (bis auf 1—3 pCt.) vollständig ausgenutzt; Fette bis zu 95 pCt., schlechter, wenn sie in grösseren Mengen eingeführt werden. Geringer ist die Ausnutzungsgrösse bei den Pflanzenfressern, am besten noch bei einem conc. Futtermittel, wie Körnerfutter. Ein mit 6 Kgrm. Hafer (und 15 Liter Wasser) gefüttertes Pferd entleerte mit etwa 12 Kgrm. Koth (3 Kgrm. Trockensubstanz enthaltend) 5—6 pCt. Eiweiss, 20 pCt. Fett, 20 pCt. Stärke, 60 pCt. Cellulose. Als dasselbe Pferd $3^1/_2$ Kgrm. Hafer, $5^1/_2$ Kgrm. Heu und $1^3/_4$ Kgrm. Häcksel erhielt, schied es mit 17 Kgrm. Koth fast 4 Kgrm. Trockensubstanz aus und zwar 30 pCt. Eiweiss, 40 pCt. Fett, 30 pCt. Stärke, 60 pCt. Cellulose. Es ist also die Ausnutzung eines Gemischs von Körnerfutter und Rauhfutter (Heu, Stroh) viel schlechter, als von Körnerfutter allein. Grösser als beim Pferde ist die Verdaulichkeit des Rauhfutters an und für sich bei Wiederkäuern. Ochsen verdauten bei Fütterung mit 10 Kgrm. Kleeheu 50 pCt. Eiweiss, 45 pCt. Fett, 70 pCt. Kohlehydrate, 40 pCt. Cellulose; bei Fütterung mit 10 Kgrm. Wiesenheu etwas mehr: 60 pCt. Eiweiss, 40 pCt. Fett, 65 pCt. Kohlehydrate, 60 pCt. Cellulose. Dabei wurden täglich 20—25 Kgrm. Koth mit fast 5 Kgrm. Trockensubstanz abgesetzt. Nach Henneberg und Stohmann nimmt die

Verdaulichkeit des Rauhfutters ab, je mehr leichtverdauliche Nährstoffe (Eiweiss, Kohlehydrate) dem Rauhfutter zugesetzt werden. Hinsichtlich des Verdauungsvermögens kommt das Schaf dem Rind sehr nahe. Schafe entleeren je nach der Fütterung 1—3 Kgrm. Koth mit $^1/_2$—1,4 Kgrm. Trockensubstanz.

Wir stossen hier zum ersten Mal auf die Erfahrung, dass im Darm der Pflanzenfresser von der eingeführten Cellulose 40—60 pCt. verschwinden; es muss also im Mittel die Hälfte von der Cellulose des Futters im Darm verdaut d. h. in eine zum Uebertritt in die Körpersäfte geeignete Form übergeführt werden; und doch war bisher von der Verdauung der Cellulose nirgends die Rede. In der That greift weder der Maulspeichel, noch der Magensaft, noch die Galle, noch endlich der Bauchspeichel die Cellulose an, selbst nicht bei tagelanger Digestion bei 40°, wofern nicht in dem Verdauungsgemisch Fäulniss eintritt. Auf der anderen Seite wissen wir, dass nur conc. Säuren und Alkalien die Cellulose aufquellen machen und dann allmälig in Lösung überführen. Beim Behandeln mit starker Schwefelsäure wird Cellulose gelöst und in Dextrin und Zucker, nachweisbar durch die Trommer'sche Probe, übergeführt (S. 105), aber dergleichen energisch wirkender Mittel entbehrt der Organismus ganz und gar. Versuche von Popoff und Hoppe-Seyler haben ergeben, dass bei der Fäulnissgährung von Cellulose reichliche Mengen von Kohlensäure und Sumpfgas (CH_4) gebildet werden, und da wir dem Sumpfgas fast regelmässig im Dickdarm, nicht selten schon im Dünndarm der Herbivoren (S. 160) und, aus dieser Quelle stammend, unter den gasigen Ausscheidungen dieser Thiere begegnen, so liegt nichts näher als anzunehmen, dass dieses Gas der Fäulniss der Cellulose im Darm seine Entstehung verdankt. Bei den Wiederkäuern geht die Maceration und Fäulniss der Cellulose, wohl unter Mitwirkung des Maulspeichels, schon im Pansen vor sich, worauf schon dessen Gehalt an CH_4 hinweist (S. 135); für in Pansenfisteln eingeführte Cellulose hat Hofmeister deren theilweise Auflösung neuerdings dargethan. Für das Pferd wird wohl der Dickdarm allein und in erster Linie der Blinddarm die Angriffsstätte für die Cellulose sein. Bemerkenswerth ist, dass die Pferde die Cellulose, zumal wenn sie verholzt, mit Ligninsubstanzen incrustirt ist, in geringerem Maasse ausnutzen, als die Wiederkäuer. Wenn indess der Zerfall der Cellulose im Körper der Herbivoren in dieser Weise abliefe, so würden daraus nur Kohlensäure und Sumpfgas, also für den Körper ganz unverwerthbare Gase gebildet werden. Und da wir sonst kaum ein Analogon dafür haben, dass der Körper mit der Verdauung einer Substanz sich so zu sagen abmühte, ohne dass die durch die Verdauung hergestellten Stoffe dem Körper auch wieder zu Gute kämen, so dürfen wir vermuthen, dass die Cellulose im Körper der Herbivoren, ähnlich wie bei der Behandlung mit Schwefelsäure, in einen für den Organismus verwerthbaren zuckerartigen Stoff übergeführt wird. Tappeiner schloss aus seinen Versuchen, dass die Cellulose durch Gährung in CO_2 und CH_4 zerfällt und daneben flüchtige Fett-

säuren: Essigsäure, Buttersäure u. A. gebildet werden, welche durch ihren Zerfall dem Körper zu Gute kommen. Dagegen hält auf Grund sorgfältiger Untersuchungen Hoppe-Seyler dafür, dass bei der Cellulosegährung zunächst ein zuckerartiger Stoff entsteht und dieser weiterhin zu CO_2 und CH_4 zerfällt, dass aber flüchtige Säuren dabei nicht entwickelt werden. Auch im Darm des Menschen wird die feine Cellulose der jungen Gemüse zum Theil ausgenutzt.

Ausnutzung der Aschebestandtheile der Nahrung. Schon die Thatsache, dass der Koth nur wenig in Wasser lösliche Salze, wenig Alkalien in Verbindung mit Chlor oder Schwefelsäure enthält, zeigt, dass Kali und Natron als Chloride und Sulfate fast vollständig zur Ausnutzung gelangen. Ferner fehlt eine nicht unbeträchtliche Menge von Magnesia in den Futterresten des Darms. Der Kalk wird, wenigstens beim Pflanzenfresser, schlechter ausgenutzt als die Magnesia; beim Fleischfresser besteht in dieser Hinsicht kein erheblicher Unterschied, vom Kalk wie von der Magnesia verschwindet nur ein kleiner Bruchtheil. Während von den eingeführten Phosphaten der Nahrung beim Fleischfresser nur ein geringer Antheil sich im Koth findet, also der bei weitem grössere Theil in den Körper übertritt, wird umgekehrt bei Pflanzenfressern die bei weitem überwiegende Menge der in den Futtermitteln enthaltenen Phosphate mit dem Koth ausgestossen. Wird jedoch den Pflanzenfressern viel Körnerfutter, Milch und ähnliche leicht verdauliche Futtermittel gereicht, so geht nur $^1/_3$, höchstens die Hälfte der im Futter enthaltenen Phosphorsäuremenge mit dem Koth heraus. Für den Menschen hat sich ergeben, dass bei grösserer Zufuhr von Aschebestandtheilen in der Nahrung sich auch im Allgemeinen eine grössere Ausscheidung im Koth findet, doch zeigen sich im Einzelnen Unterschiede. Ein Nahrungsmittel, das viele in Wasser lösliche Salze enthält, zeigt eine bessere Aschenverwerthung als ein solches, dessen Asche viele alkalische Erden einschliesst. Am geringsten ist der Aschenverlust durch den Koth bei Weissbrod, Fleisch, Kartoffeln, dagegen geht bei Milchnahrung fast die Hälfte der Milchasche durch den Koth zu Verlust.

Ist die Ausnutzung, die Verwerthung der Nährstoffe im Darm der Thiere bekannt, so lässt sich die Menge der aus der Nahrung in die Körpersäfte übergetretenen Nährstoffe einfach berechnen. Es ist klar, dass die Differenz zwischen der Menge der Bestandtheile des Futters und derjenigen des Kothes den Antheil der löslichen oder durch die Verdauungssäfte in Lösung übergeführten Stoffe der Nahrung repräsentirt, der durch die Darmwand hindurch in die Körpersäfte übergetreten ist.

5. Die Lymphe und die Resorption der Nährstoffe.

Bevor wir die Mechanik der Aufsaugung der Nährstoffe aus der Darmhöhle in die Körpersäfte betrachten, müssen wir uns der physikalischen Gesetze erinnern, nach denen heterogene mit einander mischbare Flüssigkeiten, direct oder durch eine durchlässige poröse Scheidewand mit einander in Berührung gebracht, ihre Theilchen

gegenseitig austauschen. Diesen physikalischen Austausch zweier mischbarer und keine chemische Verbindung mit einander eingehender Flüssigkeiten ohne jeden Druckunterschied und selbst entgegen der Schwere bezeichnet man als Hydrodiffusion, und man unterscheidet den speciellen Fall, wo dieser Austausch durch eine häutige poröse Scheidewand erfolgt als Membrandiffusion (schlechter Endosmose). Gleich wie wir dies bei der Gasdiffusion (S. 72) kennen gelernt haben, findet so lange ein Ineinanderströmen der beiden in Berührung gebrachten heterogenen Flüssigkeiten statt, bis überall eine gleichförmige Mischung beider Flüssigkeiten zu Stande gekommen ist; und auch wenn anfänglich die beiden Flüssigkeiten nach ihrem spec. Gewicht geschichtet sind, so dass die leichtere über der schwereren ruht, erfolgt dieser Austausch selbst entgegen der Schwere. Nur dass die Zeit, welche hierzu erforderlich ist — vorausgesetzt, dass keine äusseren Erschütterungen stattfinden, welche die Flüssigkeiten durcheinander mischen — im Vergleich zu der Schnelligkeit der Gasdiffusion nicht nur relativ, sondern auch absolut ausserordentlich lang ist.

Schichtet man über eine conc. Salzlösung z. B. von Kupfersulfat, unter Vermeidung jeder Erschütterung, vorsichtig destillirtes Wasser, so bedarf es bei einiger Höhe der Flüssigkeitsschichten vieler Tage oder selbst Wochen, bis ein vollständiger Austausch beider Flüssigkeiten zu Stande gekommen ist, bis also in allen Schichten dieselbe Concentration herrscht. Schichtet man über Eiweiss- oder Gummilösungen höchst vorsichtig Wasser auf, so erfolgt die Diffusion beider noch langsamer, als die der Salzlösungen. Ungleichheiten der Concentration von Eiweiss- oder Gummilösungen werden durch reine Diffusion nur in sehr nahe an einander grenzenden Schichten vollständig aufgehoben. Je höher die Temperatur und je grösser der Concentrationsunterschied zweier benachbarten Schichten, desto schneller erfolgt die Diffusion.

Taucht man eine trockene poröse Scheidewand, einen Thoncylinder in eine benetzende Flüssigkeit z. B. Wasser, so dringt diese vermöge der Capillarität durch die Poren zwischen den einzelnen Thontheilchen, also durch die interstitiellen Poren ein, die in den Poren eingeschlossene Luft heraustreibend. Die das feste Gerüst bildenden Thonmassen werden durch das Eindringen von Flüssigkeit weder in ihrer Masse, noch in ihrer Gestalt verändert. Man nennt diesen Vorgang: Imbibition ohne Volumzunahme oder capilläre Imbibition. Trennt man nun zwei heterogene Flüssigkeiten durch eine poröse Scheidewand, so durchsetzen sie die Poren derselben; durch diese in den Poren befindlichen Flüssigkeitssäulchen wird der Diffusionsverkehr vermittelt, der ganz in der nämlichen Weise wie bei der reinen Hydrodiffusion ohne trennende Scheidewand erfolgt.

Eine Reihe von nicht krystallisirenden, pflanzlichen und thierischen Stoffen besitzt die Eigenthümlichkeit, dass Wasser und wässerige Lösungen nicht nur in die porösen Lücken, sondern auch in die Molecularinterstitien eintreten, dadurch erfolgt eine Imbibition mit Volumzunahme, die man als „Quellung“ bezeichnet. Beispiele hierfür bilden Leim, Eiweiss, Schleimstoff, Stärke, Bindegewebe, elastisches Gewebe u. A. Alle organischen Gewebe halten Wasser einge-

schlossen. Trocknet man sie, so schrumpfen sie; legt man die trocknen und geschrumpften Gewebe in Wasser, so imbibiren sie sich damit, sie quellen. Die Menge von Flüssigkeit, die aufgenommen werden kann, hängt einmal ab von der Natur des betreffenden Gewebes und von der Beschaffenheit der Flüssigkeit. Besonders untersucht sind auf ihre Quellungsfähigkeit die aus leimgebender Substanz (Bindegewebe) gebildeten thierischen Membranen. Nach Liebig nehmen 100 Gewichtstheile trockner Ochsenharnblase 310 Th. Wasser, aber nur 38 Th. 85procentigen Weingeist und vollends nur 17 Th. Oel auf Trockne Sehnen nehmen fast das Doppelte, Knorpel mehr als das Doppelte, Faserstoff das Dreifache und getrocknete Hornhaut das $4^1{}_2$fache ihres Gewichtes an Wasser auf. In Salzlösungen quellen trockne thierische Membranen nicht so stark, als in Wasser und zwar um so weniger, je concentrirter die Salzlösung ist. Bei der Imbibition einer Salzlösung geht immer verhältnissmässig mehr Wasser, als Salz in den festen Körper hinein, sodass die ursprüngliche Lösung durch Einlegen eines quellungsfähigen Körpers in dieselbe concentrirter wird. Von der Wand der Poren wird nämlich das Wasser angezogen, es haftet fast reines Wasser der Porenwandung an, während im Innern der Capillarräume Mischungen von Wasser und Salzlösung sich finden. Man hat sich also den Binnenraum jeder Pore von mindestens zwei concentrischen Flüssigkeitsschichten erfüllt zu denken, von denen die periphere fast nur Wasser, die centrale eine Salzlösung von derselben Concentration wie die umspülende Flüssigkeit enthält. Daher ist, wie C. Ludwig gezeigt hat, die imbibirte Flüssigkeit weniger concentrirt, als die umspülende. Die Imbibition von Natriumsulfatlösungen ist geringer als die von Kochsalz. Enthält die Flüssigkeit zwei Salze z. B. Kochsalz und Natriumsulfat gleichzeitig, so werden von dem quellungsfähigen Körper beide Salze aufgenommen, vom Natriumsulfat um so mehr, je relativ reichlicher es neben Kochsalz in der Lösung vorhanden ist.

Stellt man einen unten durch eine Thierblase verschlossenen Cylinder mit conc. Salzlösung in ein Gefäss, das man bis zum Niveau der Salzlösung mit destillirtem Wasser auffüllt, sodass beide Flüssigkeiten ohne jeden Druckunterschied mit einander in Verbindung stehen (reine Membrandiffusion), so findet zwischen beiden Flüssigkeiten eine Diffusion statt derart, dass ein Wasserstrom nach innen und ein Salzstrom nach aussen geht, aber ersterer ist stärker als letzterer, daher die Innenflüssigkeit an Volumen zunimmt. Dieser Austausch erfolgt so lange, bis aussen und innen eine Salzlösung von der nämlichen Concentration sich befindet. Die Stärke des nach aussen strebenden Salzstromes variirt je nach der Stärke der Salzlösung. Die Diffusionsgeschwindigkeit ist um so grösser, je mehr Salz in der Zeiteinheit durch die Querschnittseinheit der feuchten Membran geht. Am schnellsten diffundirt Natriumsulfat (Glaubersalz) und Magnesiumsulfat (Bittersalz), demnächst Kochsalz, Harnstoff, Zucker. Die Stärke des durch eine thierische Membran zu einer Salzlösung gehenden Wasserstromes ist der Concentration ersterer nahezu proportional und wächst mit steigender Temperatur, dagegen scheint die Stärke des zum Wasser strebenden Salzstromes im Allgemeinen langsamer zu wachsen, als die Temperatur. Die beiden, die poröse Scheidewand in entgegengesetzter Richtung durchwandernden Ströme stehen in keinem directen Verhältniss zu einander, da der Wasserstrom ein reiner Imbitionsstrom, der Salzstrom ein reiner Diffusionsstrom ist.

Gegenüber den krystalloiden Körpern (Salze, Zucker, Harn-

stoff u. A.) zeigen die nach Graham als colloide bezeichneten, wie Schleim, Eiweiss, Leim, Pflanzengummi eine sehr geringe Diffusionsfähigkeit; sie durchdringen poröse Scheidewände und thierische Membranen nur in äusserst geringen Mengen, während sie einen verhältnissmässig starken Wasserstrom nach sich hinziehen. Nach Graham geht sogar von Gummi keine Spur durch die Scheidewand. Die Diffusionsgeschwindigkeit des Eiweiss soll durch alkalische Reaction befördert, durch saure Reaction verzögert werden. Das geringe Diffusionsvermögen von Eiweiss-, Gummi- und Schleimlösung macht es wahrscheinlich, was schon aus anderweitigen Erfahrungen hervorgeht, dass colloide Körper in Wasser nicht eigentlich gelöst, vielmehr darin nur auf's feinste vertheilt sind. Aus einem Lösungsgemisch von colloiden und krystalloiden Körpern diffundiren die krystalloiden kaum langsamer, während die Diffusion der Eiweissstoffe erheblich langsamer erfolgt, als wenn sie allein darin vorhanden wären, sodass aus mit Salzen vermengten Eiweisslösungen in der Regel zuerst das Salz mehr weniger vollständig diffundirt. Man kann also einem Lösungsgemisch von krystalloiden und colloiden Körpern z. B. Blutserum die ersteren bis auf Spuren entziehen, dadurch dass man jene durch eine poröse Membran gegen Wasser diffundiren lässt, das man zur Beschleunigung der Diffusion häufig erneuert. Von den colloiden Substanzen geht dabei durch die poröse Membran nur äusserst wenig hindurch. Diese Erfahrung ist die Grundlage des von Graham als chemische Dialyse benannten Verfahrens geworden, bei dem man vortheilhaft sog. Pergamentpapier[1]) als poröse Membran in Anwendung zieht. Zur Beschleunigung der Diffusionsgeschwindigkeit vergrössert man die Oberfläche der zu dialysirenden Flüssigkeit, indem man das Pergamentpapier in Düten- oder Schlauchform bringt, die man in strömendes Wasser einhängt, sodass letzteres, die poröse Membran allseitig umspülend, die krystalloiden Stoffe möglichst schnell dem Gemisch entzieht.

Erfolgt der Durchtritt von Flüssigkeiten durch poröse Substanzen hindurch infolge eines Druckunterschiedes, also unter Druck, so bezeichnet man den Vorgang als Filtration. Es wird nach hydrodynamischen Principien ein Strom entstehen müssen von dem Orte höheren Druckes zu dem Orte niederen Druckes. Die durchgetretene Flüssigkeit heisst Filtrat. Sind die Poren der Scheidewand, also die Capillarcanäle hinreichend weit wie im Fliesspapier, so gehen alle aufgegossenen Flüssigkeiten — die Schwere der Flüssigkeiten ist die Ursache des Druckes — ohne qualitative oder quantitative Veränderung hindurch, aber Filter dieser Art lassen auch nichtgelöste, morphotische Elemente, wenn diese nur genügend klein weich elastisch und in feiner Vertheilung sind, hindurch, so die Blut- und

[1]) Nicht geleimtes Papier erfährt durch kurzes Eintauchen in Schwefelsäure eine eigenthümliche molekulare Veränderung, indem es bei pergamentähnlicher Consistenz eine grosse Festigkeit besitzt, dabei aber so porös ist, dass es thierische Blasen in vielen Fällen ersetzen kann.

Milchkügelchen. Gute Diaphragmen aus gebranntem Thon und thierische Membranen lassen morphotische Elemente für gewöhnlich nicht durch. Die Geschwindigkeit des Filtrationsstromes wächst mit der Weite der Poren, der Grösse des hydrostatischen Druckes und endlich mit der Temperatur; sie ist um so geringer, je grösser die Zähigkeit (Viscosität) der Flüssigkeit, also die innere Reibung bei der Bewegung ist. Abweichend hiervon verhalten sich die quellungsfähigen thierischen Membranen bei der Filtration. Werden Lösungen eines krystalloiden Körpers (Salze, Zucker, Harnstoff) der Filtration unterworfen, so besitzt im Allgemeinen das Filtrat dieselbe Concentration wie die aufgegossene Flüssigkeit. Ferner steigt mit der Zeit die Filtrationsgeschwindigkeit, indem unter dem Druck die Poren allmälig sich erweitern. Werden aber Lösungen colloider Substanzen (Eiweiss, Gummi, Dextrin) durch thierische Membranen hindurchgepresst, so zeigt sich die zunächst auffällige, höchst bemerkenswerthe Erscheinung, dass das Filtrat eine dünnere Lösung ist, als die aufgegossene Flüssigkeit: der Procentgehalt des Filtrats an diesen Stoffen ist stets erheblich niedriger als der der ursprünglichen Flüssigkeit. Der Unterschied in der Concentration zwischen Aufguss und Filtrat ist abhängig von der Concentration des ersteren, von der Druckhöhe, von der Natur der thierischen Membran und von der Weite ihrer Poren.

Enthält endlich die aufgegossene Flüssigkeit einen krystalloiden und einen colloiden Körper, so ist nach Hoppe-Seyler, v. Wittich u. A. an letzterem das Filtrat reicher, als es ceteris paribus sein würde, wenn der colloide Körper allein vorhanden wäre.

Da bei der Imbibition eines quellungsfähigen Körpers z. B. einer thierischen Membran mit einer Salzlösung mehr Wasser als Salze in dieselbe eingehen, die durch eine solche Membran aber hindurchgepresste Salzlösung von der nämlichen Concentration ist, wie die aufgegossene Flüssigkeit, so müssen in der Membran Porencanäle vorhanden sein, durch welche die Salzlösung als solche hindurchfliessen kann. Und hierin liegt abermals ein Beweis für die Vorstellung, wonach in den Poren einer thierischen Membran wenigstens zwei Flüssigkeitsschichten angenommen werden müssen, eine adhärirende Wandschicht und eine centrale, von denen erstere fast aus reinem Wasser besteht. Die Strömung in der centralen Schicht eines jeden Capillarcanals wird, wie bei jedem anderen Strömungsvorgange, abhängig sein von der Zähigkeit, der inneren Reibung der strömenden Flüssigkeit, ferner von der Weite und Länge der Poren. Für verschiedene Flüssigkeiten, die durch eine und dieselbe Membran gepresst werden, wird also die Strömungsgeschwindigkeit nur abhängen von der inneren Reibung. Daher werden die colloiden Flüssigkeiten vermöge ihrer grösseren Zähigkeit viel langsamer filtriren müssen, und dies ist in der That der Fall. Bei gleichem Druck filtrirt mehr Salz- oder Zuckerlösung hindurch als Gummi- oder Eiweisslösung. Zur Erklärung der Erscheinung, dass das Filtrat colloider Flüssigkeiten minder concentrirt ist, als die ursprüngliche Flüssigkeit, muss man annehmen, dass colloide Flüssigkeiten, wofür auch anderweitige Erfahrungen sprechen, keine wirklichen Lösungen bilden, daher beim Hindurchtritt durch enge Poren ein beträchtlicher Theil der nur mechanisch höchst fein zertheilten Substanzen vom Filter zurückgehalten werden.

Höchst wahrscheinlich sind die Moleküle der Colloidsubstanzen viel grösser als die der Krystalloide, daher auch schon dieserhalb weniger Colloidmoleküle in der Zeiteinheit durch die Centralschicht der Poren hindurchtreten können. So ist es zu verstehen, dass das sparsame Filtrat auch minder concentrirt ist, als die ursprüngliche Eiweisslösung.

Bei der Filtration schliesst die thierische Membran in der Regel das Druckrohr unten ab, sodass die filtrirende Flüssigkeit nicht weiter strömen kann, vielmehr in toto durch die Scheidewand hindurchgepresst werden muss. Im thierischen Körper kommt dieser Fall nur höchst selten vor. Der bei weitem häufigere ist der, dass die Flüssigkeit in Gefässen strömt, deren Wandungen von porösen Membranen gebildet sind, sodass das ganze Gefässrohr gewissermassen das Filtrum vorstellt, längs dessen die Flüssigkeit strömt. Man bezeichnet diesen speciellen Fall der Filtration als Transsudation. Ahmt man experimentell dieses Verhältniss in der Weise nach, dass man in das starre Druckrohr an einer Stelle ein Stück vom Harnleiter des Pferdes oder von einem Kaninchen- oder Schafdarm einschaltet, so findet man, dass auch für die Transsudation dieselben Gesetze zutreffen wie für die einfache Filtration durch thierische Membranen.

Von besonderem Interesse für das Verständniss der Transsudationen im Thierkörper ist der Einfluss, den Aenderungen des Transsudationsdruckes, also des Druckes, unter dem die Filtration längs der Wandungen der strömenden Flüssigkeit erfolgt, auf Qualität und Quantität des Transsudates zeigen. In dieser Beziehung hat sich ergeben, dass bei steigendem Druck von Salzlösungen sowohl mehr Wasser als Salz durch thierische Membranen hindurchgeht und zwar beide proportional, sodass die Menge des Filtrates zunimmt, ohne dass dessen Concentration gegenüber der Mutterflüssigkeit eine erhebliche Aenderung zeigt. Bei Transsudation von Eiweisslösungen geht mit steigendem Druck durch thierische Membranen sowohl mehr Wasser als mehr Eiweiss; der Eiweissstrom wächst aber langsamer als der Wasserstrom, sodass der Procentgehalt des Transsudates an Eiweiss mit steigendem Druck abnimmt. Dagegen ist die absolute in der Zeiteinheit transsudirte Eiweissmenge bei höherem Druck grösser als bei niederem Druck. Während ferner bei Salzlösungen mit der Zeit infolge Erweiterung der Poren unter dem Druck die Transsudationsgeschwindigkeit steigt, sinkt sie bei Transsudation von Eiweisslösungen mit der Zeit, es nimmt also die Durchlässigkeit der thierischen Membranen für colloide Flüssigkeiten mit der Dauer der Filtration ab, was nur dahin zu verstehen ist, dass colloide Flüssigkeiten, entweder weil sie keine echten Lösungen sind oder wegen ihrer Zähigkeit, ihrer Viscosität die Poren der thierischen Membranen verstopfen.

Transsudation durch die Capillaren. Da die Capillargefässe dünne poröse Wände besitzen, innerhalb deren das Blut unter einem erheblichen Druck circulirt und zwar in der Mitte der Capillarbahn etwa unter dem halben Aortendruck (S. 58), und thierische

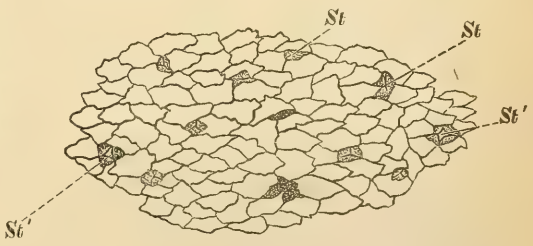
Membranen in der Norm morphotische Elemente nicht durchlassen (S. 170), so wird beständig Blutplasma durch die Capillargefässwände transsudiren müssen. Nach den eben erörterten Gesetzen der Filtration durch thierische Membranen wird die transsudirte Flüssigkeit an Salzen ebenso reich sein als das Blutplasma, dagegen an Eiweiss erheblich ärmer und somit wasserreicher als das Blutplasma. Da nun fast alle Gewebe und Organe von einem mehr oder weniger dichten Capillarnetz durchzogen sind, transsudirt überall eine mit dem Blutplasma qualitativ übereinstimmende und von ihm quantitativ sich nur durch einen geringeren Gehalt an Eiweiss unterscheidende Flüssigkeit. Dieses Transsudat aus dem Blute stellt die sog. Parenchymflüssigkeit der Organe vor. Durch Vermittlung dieser Flüssigkeit werden die Organe und Gewebe vom Blut mit flüssigem Ernährungsmaterial versorgt, während anderseits der Sauerstoff des Oxyhaemoglobin durch die dünne Capillargefässwand hindurch in die Gewebe diffundirt (S. 80), sodass diese ausser dem Ernährungsmaterial auch noch den zur Erfüllung ihrer Functionen unentbehrlichen Sauerstoff erhalten. Es findet also durch die Capillarwand hindurch ständig ein sehr erheblicher Verlust des Blutes an Wasser, Salzen und Eiweiss statt, und infolge dessen würde das Blut allmälig an diesen Stoffen verarmen, dafür die Gewebe mit einer salz- und eiweisshaltigen Lösung überschwemmt werden. Wie nun eine Wiese zur Verhütung der Gefahr der Ueberschwemmung mit passenden Abzugsröhren, mit Drainröhren versehen wird, ebenso finden sich in allen Organen des thierischen Körpers Abzugswege für den Ueberschuss der aus dem Blut transsudirten Stoffe. Solche Drainröhren repräsentiren im Körper die **Lymphgefässe**, welche einmal den Ueberschuss des Bluttranssudates aus den Geweben abführen, nur vermindert um denjenigen Antheil, welchen die Gewebe selbst aus dem transsudirten Blutplasma zum Ersatz der bei den ständig in ihnen stattfindenden chemischen Umsetzungen nothwendiger Weise erfolgenden stofflichen Verluste aufgenommen haben, dafür aber gleichzeitig diejenigen Stoffe fortführen, welche für die Zwecke der Gewebe unbrauchbar, gewissermassen zu einer werthlosen Schlacke geworden sind. Von den Lymphgefässen wird dieser aus meist werthvollen und für den Organismus brauchbaren Stoffen bestehende Ueberschuss des Transsudates aufgenommen und dem Blute wieder zugeführt. Die (makroskopisch sichtbaren) Lymphgefässe hat Caspar Aselli (1622) entdeckt.

Die Lymphgefässe nehmen in allen Organen und Geweben, mit Ausnahme der Horngewebe und der Knorpel, ihren Ursprung. Ihre ersten Anfänge finden sich in dem überall anzutreffenden Bindegewebe, und zwar werden die Wurzeln der Lymphgefässe durch die (einer eigenen Wand entbehrenden) Lücken im Bindegewebe zwischen den Fibrillen und Fibrillenbündeln selbst gebildet. Jene canalartigen, netzförmig mit einander anastomosirenden Gewebslücken, die Saftcanälchen sind nach der Entdeckung von v. Recklinghausen oft mit einer einfachen Schicht flacher, kernhaltiger Endothelien besetzt, die sich durch Behandlung mit einer schwachen Höllensteinlösung darstellen lassen. Innerhalb dieser Saftcanälchen liegen die sternförmigen Bindegewebskörperchen meist wandständig,

sodass die in den Lymphanfängen kreisende Flüssigkeit an den fixen Bindegewebskörperchen vorbeistreicht. Entsprechend diesem Verlauf der Lymphgefässwurzeln lassen sich die Lymphbahnen auch auf die einfachste Weise künstlich mit gefärbten Flüssigkeiten erfüllen, injiciren. Man braucht nur die fein zugespitzte Canüle einer Injectionsspritze z. B. in den Hoden eines eben getödteten Hundes einzustossen und den Spritzentempel langsam herunterzudrücken, um die die Samencanälchen überall in Form eines anastomosirenden Netzes umgebenden Bindegewebslücken und von diesen aus beim weiteren Vordringen der Injectionsmasse zunächst die oberflächlichen, unter der Scheidenhaut verlaufenden, dann die tiefliegenden Lymphbahnen und weiterhin die abführenden Lymphgefässe des Samenstranges zu füllen, so dass man auf diese Weise leicht ein Bild von dem Verlauf der Lymphgefässe gewinnen kann. Auf gleiche Weise lassen sich die netzförmigen Lymphbahnen der Muskelfascien und von ihnen aus die mit dem Bindegewebe in der Tiefe der eigentlichen Muskelsubstanz verlaufenden Lymphwege künstlich darstellen.

In den serösen Höhlen des Körpers ist eine andere Art des Ursprunges der Lymphbahnen ermittelt. v. Recklinghausen fand, dass bei Injection gefärbter Flüssigkeit in die Bauchhöhle von Kaninchen die Injectionsmasse bis nach der Pleuralfläche des Zwerchfells vordringt. Es communiciren nämlich die Lymphbahnen des Zwerchfells frei mit der Bauchhöhle, und zwar geschieht dies durch Oeffnungen auf der Peritonealfläche des Zwerchfells, die sog. Stomata. Befestigt man das einem Kaninchen ausgeschnittene, sehnige Centrum des Zwerchfells auf einen Korkring, sodass die Peritonealfläche nach oben sieht, und betrachtet das gut durchsichtige Object unter dem Mikroskop, während man einen Tropfen Milch hinzufügt, so findet man einige Stellen, an denen die Milch im Strudel, gleichsam in einen Trichter hineinfliesst; es füllen sich dann auch die auf der Pleuralfläche verlaufenden Lymphbahnen mit der Milch an. Es lässt sich nun durch Behandlung des Objects mit einer schwachen Silberlösung zeigen, dass auf der Peritonealfläche zwischen den die Oberfläche überziehenden Endothelien, deren Grenzen sich mittels des Silbers schwarz färben (Fig. 17), sich hier und da rundliche oder polygonale Oeffnungen finden (St und St_1), etwa vergleichbar den Spaltöffnungen zwischen den Epidermiszellen der Pflanzen. Diese Oeffnungen sind für gewöhnlich durch Protoplasmamassen geschlossen (der sternförmige Contour in der Fig. bei St deutet die Grenzen der an einander gelagerten Protoplasmamassen an). Diese, mit amöboider Bewegung begabt, können sich aufrichten, werden dünner und höher und geben dann einen Theil des Stoma frei, wie bei St_1, sodass die umgebende Flüssigkeit in die Oeffnungen und damit in die Lymphbahnen eindringen kann. Je grösser der Druckunterschied zwischen Peritoneal- und Pleuralfläche des Zwerchfells ist, desto schneller wird das Aufsteigen der

Fig. 17.



Die Endothelien und Stomata des Zwerchfells. Silberbild.

Flüssigkeit aus dem Bauch- nach dem Brustraum hin erfolgen, und es erweisen sich also die normalen Verhältnisse in dieser Hinsicht als besonders günstig, indem ja bei jeder Inspiration innerhalb der Bauchhöhle der Druck ansteigt, während er innerhalb der Brusthöhle abnimmt. Aehnliche offene Mündungen finden sich auf der Pleuralfläche des Zwerchfells. Demnach bilden die grossen serösen Höhlen des Körpers mit den Lymphgefässen einen integrirenden Bestandtheil des Lymphgefässsystems.

Endlich sind an vielen Stellen im Körper die Blutgefässe von den Lymphgefässen gewissermassen eingescheidet, verlaufen in den Axen der Lymphgefässe, so im Centralnervensystem, in den Speicheldrüsen, im Hoden und wahrscheinlich noch anderwärts (von His circumvasculäres Canalnetz genannt).

Von den wandungslosen Wurzeln der Lymphbahnen abgesehen, bilden die gröberen Lymphgefässe ein selbständiges, mit eigenen Wandungen versehenes Röhrensystem. Die Lymphgefässe bestehen wie die Venen (S. 39) aus drei Häuten, nur dass ihre Wandung zarter ist als die der Venen, und sind ebenfalls wie die Venen von Strecke zu Strecke mit je zwei halbmondförmigen Klappen versehen, analog den Semilunarklappen (S. 31). Der Hohlraum der Klappe, die Klappentasche sieht wie bei den Venen nach dem Herzen zu. Unmittelbar über jeder Klappe ist das Lymphgefäss etwas weiter als unterhalb, daher die klappenreichen Lymphgefässe mehr varicös, rosenkranzförmig sind. Die Lymphgefässe sammeln sich von den Extremitäten her und münden rechterseits durch den Truncus lymphaticus communis dexter in den Bildungswinkel der rechten V. anonyma, linkerseits durch den Ductus thoracicus in den Bildungswinkel der linken V. anonyma. In ersteren ergiessen sich nur die Lymphgefässe der rechten Kopf-, Hals-, Brusthälfte und der rechten Ober- resp. Vorderextremität, sodass der Ductus thoracicus der Sammelpunkt aller Lymphgefässe des Körpers bis auf die der rechten oberen Körperhälfte ist. Zur Bildung des Ductus thoracicus treten dicht unter der abdominalen Fläche des Zwerchfells die beiden Trunci lymphatici lumbales, welche die gesammte Lymphe von den unteren Extremitäten und dem Becken führen, sowie der Truncus lymphaticus intestinalis zusammen, der die Darmlymphe führt, welch' letztere noch besonders zu besprechen ist.

Ist die Lymphe ein Transsudat des Blutplasma, so lässt sich ihre chemische Zusammensetzung im Voraus übersehen; sie wird analog dem Blutplasma zusammengesetzt sein, nur dass ihr Eiweissgehalt ein geringerer als der des Blutplasma sein wird, ist doch das Filtrat oder Transsudat stets eiweissärmer als die Mutterflüssigkeit (S. 170). Ausserdem findet man in der Lymphe, zumal bei Untersuchung des Inhaltes gröberer Lymphgefässe, mehr weniger zahlreiche körperliche Elemente, die Lymphkörperchen, welche den farblosen Blutzellen ähnlich doch bemerkenswerthe morphologische Unterschiede aufweisen. Woher diese Körperchen stammen, soll später erörtert werden. Johannes Müller hat die Lymphe dahin treffend definirt: Lymphe ist Blut ohne rothe Blutkörperchen. Die Lymphe, wie man sie aus

grösseren Lymphstämmen der Extremitäten oder aus dem Ductus thoracicus nüchterner Thiere gewinnt, ist eine farblose, höchstens leicht gelblich oder eine Spur röthlich gefärbte opalescirende Flüssigkeit von ausnahmslos alkalischer Reaction und salzigem Geschmack; ihr spec. Gewicht beträgt etwa 1,017—1.025. Da die Lymphe das Transsudat des Blutplasma ist, nur vermindert um diejenigen Stoffe, welche die betreffenden Gewebe zum Ersatz des bei den in ihnen erfolgenden chemischen Umsetzungen zu Verlust Gegangenen an sich gezogen, verbraucht haben, anderseits aber beladen mit einem Theil von den Stoffwechselproducten der Gewebe, so muss die Lymphe an den verschiedenen Stellen des Körpers eine etwas verschiedene Zusammensetzung zeigen Die Feststellung dieser Verhältnisse würde unzweifelhaft unser Wissen von den in den einzelnen Geweben und Organen stattfindenden chemischen Umsetzungen ganz wesentlich fördern und klären. Leider sind aber nur die grösseren Lymphgefässe der Extremitäten und der Brustgang zur Gewinnung von Lymphe geeignet, daher die bisher vorliegenden Analysen sich auch nur auf Lymphe beziehen, welche den erwähnten Gefässen entstammt. Eine Vorstellung von der chemischen Zusammensetzung der Lymphe bei verschiedenen Thieren mag nachstehende Tabelle geben:

100 Theile Lymphe enthalten:	Mensch.	Pferd.	Esel.	Kuh.
Wasser	95,0	95,8	96,5	96,4
Feste Stoffe	5,0	4,2	3,5	3,6
Fibrin	0,1	0,1	0,1	0,1
Albuminstoffe	4,1	2,9	2.7	2,8
Fett etc.	Spur	Spur	Spur	Spur
Extractivstoffe	0,3	0,1	0,1	0,1
Salze	0,5	1,1	0,6	0,6

Es enthält also die Lymphe $3\frac{1}{2}$—5 pCt. fester Stoffe. Unter den Eiweisskörpern findet sich Serumalbumin, das bei 75° gerinnt; ferner (bei Zusatz des mehrfachen Volums concentrirter Magnesiumsulfatlösung ausfallendes) Globulin (Fibrinogen). Der Luft ausgesetzt, gerinnt die Lymphe nur partiär; schneller und vollständiger auf Zusatz von fibrinoplastischer Substanz z. B. von ein wenig defibrinirten Blutes oder von der aus einem Blutgerinnsel ausgepressten Flüssigkeit (S. 21), daher Lymphe um so schneller und vollständiger gerinnt, je mehr rothe Blutkörperchen bei der Gewinnung der Lymphe hineingerathen sind; meist findet sich nur 1 pro Mille Fibrin. Der geronnene Lymphkuchen zieht sich ebenso wie der Blutkuchen nach einiger Zeit zusammen und presst das Lymphserum aus sich heraus. Das Fibringerinnsel der Lymphe ist lockerer, als das des Blutes und löst sich in Salzlösungen z. B. Salpeter leichter als das des Blutes. An Fettkörpern, worunter neben Neutralfett auch Seifen, Cholestearin

und Lecithin inbegriffen sind, finden sich in jeder Lymphe Spuren, unter den Extractivstoffen sind Zucker und Harnstoff nachgewiesen. Die anorganischen Salze der Lymphe bestehen, wie die des Blutserum (S. 13), hauptsächlich aus Natron- und Chlorverbindungen und zwar zu etwa $^5/_6$ aus Chlornatrium, ferner aus Natriumcarbonat, etwas Natriumphosphat, sowie Calcium- und Magnesiumphosphat. Von Gasen nur eine Spur freien Sauerstoffs, dagegen bis zu 50 Volumproc. Kohlensäure, diese theils in fester chemischer Bindung an Natron, theils in locker gebundener Form.

Woher stammen die zahlreichen farblosen Blutzellen, die man in der Lymphe findet? Sie entstammen den Lymphdrüsen, welche die von jedem Körpertheil herkommende Lymphe ausnahmslos vor ihrem Eintritt in die Blutbahn zu durchströmen hat. Die Lymphdrüsen gehören in die Categorie der eines Ausführungsganges entbehrenden sog. Blutgefässdrüsen, welche bestimmt sind, eine Wechselwirkung zwischen Blut und Lymphe zu ermöglichen.

Bau der Lymphdrüsen. Von der Albuginea, der bindegewebigen Haut, welche die Lymphdrüse umgibt, erstrecken sich zahllose Fortsätze scheidewandartig in's Innere und bilden Hohlräume, Alveolen, welche von der eigentlichen Substanz der Lymphdrüsen, den Drüsenknoten oder Follikeln erfüllt sind. Sowohl die Albuginea wie die Septa enthalten neben bindegewebigen und elastischen Fasern glatte Muskelfasern in bei den verschiedenen Thieren variirender Menge. Die Follikel stellen kleine runde bläschenförmige Körperchen von $^1/_2$—$^3/_4$ Mm. Durchmesser dar, welche der Drüsenoberfläche ein körniges Aussehen geben. Jeder Follikel besteht aus einem mehr weniger engen feinsten, von Blutcapillaren durchzogenen bindegewebigen Netzwerk, dessen Knotenpunkten länglich ovale Kerne fest aufsitzen, dem sog. Reticulum; die Maschen des letzteren sind mit morphotischen, den weissen Blutzellen ähnlichen Elementen, den sog. Lymphkörperchen dicht erfüllt. Diese sind kleiner als die farblosen Blutzellen, haben eine kugelige Gestalt und einen, den sehr grossen hellen Kern mit Kernkörperchen umgebenden, nur ganz schmalen Protoplasmasaum, der leicht zerbrechlich ist, sodass man häufig beim Zerzupfen nur die nackten, sog. freien Kerne antrifft. Der Follikel selbst füllt den Hohlraum, in dem er liegt, nicht vollständig aus, er grenzt nicht direct an die Septa, ist vielmehr von ihnen durch einen bald engeren, bald weiteren schalenartigen Hohlraum, den Lymphsinus geschieden. In diesen ergiesst sich aus den in den Septis verlaufenden Lymphgefässen, den Vasa afferentia die Lymphe und umspült so die Follikel allseitig. Der Hohlraum des Lymphsinus ist seinerseits von einem sehr weitmaschigen Bindegewebsnetz, auch Stützreticulum genannt, durchzogen; durch dieses grobe Maschennetz wird der Follikel innerhalb der Alveolen suspendirt erhalten, wie die Stickerei im Rahmen. Aus dem Lymphsinus kann nun die Lymphe direct durch die Vasa efferentia abfliessen; contrahiren sich aber die glatten Muskelfasern der Albuginea und der Septa, so wird die Lymphe in das Innere der Follikel und durch die dichten Haufen der Lymphkörperchen hindurchgepresst, filtrirt und gelangt erst dann zu den abführenden Lymphgefässen. Die Blutgefässe der Lymphdrüsen verbreiten sich in den Septis und in dem Reticulum.

Von dem Augenblick an, wo die von den Extremitäten her strö-

mende Lymphe die Lymphdrüsen passirt, wird sie mit den aus den Follikeln gewissermassen ausgespülten Lymphkörperchen beladen. Es ist aber auch klar, dass die Schnelligkeit des Lymphstromes beim Eintritt in den Follikel eine ausserordentliche Verlangsamung erfährt, muss doch der Lymphstrom durch die dicht gepressten Haufen der Lymphkörperchen, also gleichsam durch ein ausserordentlich dichtes und feines Filter hindurchtreten. Wie fein dieses Filter ist, erhellt daraus, dass mit dem Lymphstrom zugeführte suspendirte Partikelchen in den Lymphdrüsen auf- und zurückgehalten werden und, wenn dieselben ungelöst sind, das ganze Leben hindurch in den Lymphdrüsen liegen bleiben können. Bei Tätowirung der Haut, am häufigsten des Armes mit Zinnober oder Kohle gelangen von den Hautstichen aus Farbstoffpartikeln in die, unter der Epidermis allerwärts sich verbreitenden Lymphbahnen, werden von hier mit dem Lymphstrom grösstentheils fortgeführt, gelangen so in die Achseldrüsen, von denen sie zurückgehalten werden. Man findet dann die Follikel dieser Drüsen auch noch nach Jahrzehnten mit dem überschüssigen Farbstoff erfüllt. Nicht allein solche mechanisch der Lymphe beigemischten Bestandtheile werden in den Lymphdrüsen festgehalten, sondern gewisse thierische Gifte, welche mit der Lymphe den Lymphdrüsen zugetragen in ihnen eine Entzündung mit Anschwellung der Drüsensubstanz hervorrufen. So schwellen die Leistendrüsen bei durch Ansteckung bewirkter Entzündung der Genitalien an, so die Drüsen des Ellbogens und der Achsel, wenn gelegentlich einer Verletzung der Finger bei Sectionen Fäulnissgift in die Lymphwege gelangt.

Nach dem Durchtritt durch die Lymphdrüsen ist die Zahl der Lymphkörperchen in der Lymphe ausserordentlich vermehrt. Hauptsächlich wohl dadurch ist es bedingt, dass die Extremitätenlymphe wasserreicher und eiweissärmer ist als die des Rumpfes. Die Zunahme des Fibrins ist verständlich, wenn, wie dies aus A. Schmidt's Beobachtungen bezüglich der Blutgerinnung hervorgeht (S. 21), die weissen Blutzellen die Träger der fibrinoplastischen Substanz und des Fibrinfermentes sind oder doch die Fibringerinnug wesentlich beeinflussen; das Nämliche gilt auch für die Lymphkörperchen.

Bei Fröschen ist die Lymphe ausserordentlich leicht der Untersuchung zugänglich. Bei ihnen ist die Haut mit dem Muskelkörper nicht verwachsen, sondern lose demselben aufgesetzt, nur an einigen Stellen durch eine Art sehr zarter bindegewebiger Scheidewände mit den oberflächlichen Muskelfascien verwachsen. Diese Räume zwischen Haut und Muskelkörper stellen ausgedehnte Lymphgefässe, gleichsam Lymphseen vor. Führt man eine Canüle unter die Haut und setzt diese in Verbindung mit einer kleinen Spritze, so steigt beim Aufziehen des Stempels Lymphe auf. Dafür entbehren die Frösche, wie die Amphibien überhaupt, der Lymphdrüsen.

Bewegung der Lymphe. Spritzt man unter die Haut eines Säugethiers eine in Wasser gelöste giftige Substanz, so sieht man nach wechselnder Zeit die für den betreffenden Stoff charakteristischen Vergiftungser-

scheinungen auftreten. Es muss also die gelöste Substanz in die Lymphbahnen eingedrungen, mit der Lymphe fortgeführt und in's Blut gelangt sein. Daraus, sowie aus den Beobachtungen, die man an ausgeschnittenen und mit Canülen armirten Lymphgefässen macht, geht hervor, dass die Lymphe sich continuirlich, nur mit variabler Geschwindigkeit von den Extremitäten nach dem Rumpf zu, in der Richtung nach der Einmündung der grossen Lymphstämme in die Vv. subclaviae zu bewegt. Was ist nun die Ursache für die Bewegung der Lymphe? Johannes Müller hat (1832) bei den Amphibien und einigen Reptilien in der Bahn des Lymphgefässsystems Lymphherzen entdeckt, kurz danach hat sie Panizza, ganz unabhängig von Ersterem, bei Schlangen und Krokodilen gefunden. Diese Lymphherzen sind aus quergestreifter Musculatur gebildete und mit Klappen versehene Säckchen, welche sich analog dem Blutherzen (S. 28) rhythmisch contrahiren. Die nackten Amphibien besitzen je 4 solcher Lymphherzen, 2 vordere und 2 hintere, die Reptilien nur 2 hintere. Am leichtesten sind sie beim Frosch zu beobachten. Zu beiden Seiten des Steissbeinendes gewahrt man hier zwischen den Mm. iliococcygei und den vom Becken zur Hinterfläche des Schenkels verlaufenden Muskeln (Glutaei, pyramidales etc.) zwei rhythmisch, etwa 60mal in der Minute pulsirende Bälge. Die vorderen Lymphherzen des Frosches liegen mehr verborgen symmetrisch über den Querfortsätzen des dritten Rückenwirbels. Bei den Cheloniern (Meeresschildkröten) werden die Lymphherzen bis zu 1 Zoll lang und pulsiren nur 3—4mal in der Minute, sodass auch hier, wie beim Blutherzen (S. 38), das Gesetz gilt, dass die Pulsation um so häufiger ist, je kleiner das Thier. Von der Pulsation des Blutherzens ist die der Lymphherzen durchaus unabhängig. Die Lymphherzen versehen die Function, die Lymphe durch die Lymphseen hindurchzutreiben. Bringt man daher durch Einspritzung des amerikanischen Pfeilgiftes (Curare) die Lymphherzen zum Stillstand, während das Blutherz ungestört fortschlägt, so stockt die Fortbewegung der Lymphe, die Lymphseen schwellen von Lymphe an derart, dass sie prall damit gefüllt sind. Hierdurch ist der Beweis geliefert, dass die Lymphherzen die Lymphbewegung, wenn nicht zu Stande bringen, so doch wesentlich fördern. Von der Abhängigkeit der Bewegung der Lymphherzen von gewissen Theilen des Centralnervensystems wird später die Rede sein.

Bei den Säugethieren und Vögeln sind indess Lymphherzen nicht nachgewiesen. Welches sind hier die Triebkräfte für die Lymphbewegung? Die ersten exacten Versuche in dieser Hinsicht rühren von C. Ludwig und Noll her. Diese führten beim Hund in eins der grossen Halslymphgefässe eine Canüle ein und verbanden sie mit einem U-förmigen Manometer (S. 55), das mit conc. Sodalösung (spec. Gewicht = 1,08) erfüllt war. Es zeigte sich nun, dass der Druck im Lymphgefäss innerhalb erheblicher Grenzen schwankt, Maxima und Minima zeigt, synchron mit den Athembewegungen; bei heftiger Muskelanstrengung stieg der Druck an. Abgesehen hiervon fand sich constant ein geringer positiver Druck. Im Halslymphstamm

des Hundes entsprach dieser Seitendruck einer Flüssigkeitssäule der conc. Sodalösung von 8—10 Mm. Höhe, bei Pferden fand ihn Weiss zu 10—20 Mm. Sodalösung. Unterbindet man ein Lymphgefäss, so füllt sich der periphere Abschnitt strotzend, während der centrale, nach dem Herzen zu gelegene sich entleert; es wird also die Lymphe durch eine Rückenkraft, eine vis a tergo vorwärts bewegt, welche von den Wurzeln der Lymphgefässe aus wirkend die Lymphe in die Anfänge des Systems mit solcher Kraft eintreibt, dass sie ständig nach dem Rumpf, in der Richtung nach der Einmündung der Lymphstämme in die Venen strömen muss. Da eine Flüssigkeit stets in der Richtung von Punkten höheren Druckes nach solchen niederen Druckes abfliesst, so muss die Spannung in den peripheren Wurzeln der Lymphgefässe erheblich höher sein, als der für den Seitendruck im Halslymphstamm gefundene Werth, liegt doch der letztere ziemlich am Ende der Bahn unweit der Einmündung der Lymphgefässe in die Venen, woselbst also der Druck am geringsten sein muss. Die Triebkraft für die Lymphbewegung ist, wie C. Ludwig entwickelt hat, nichts Anderes als der Blutdruck. In der Mitte der Capillarbahn ist der Blutdruck etwa halb so gross als in der Aorta (S. 58), und unter diesem Druck erfolgt die Transsudation in die Gewebe und Organe. Da die Lymphbahnen nun in den Gewebsinterstitien, zwischen den Capillarmaschen ihren Ursprung nehmen, so wird das Transsudat, aus welchem die Lymphgefässe aufsaugen, ebenfalls unter diesem halben grössten Blutdruck stehen, nur dass er vermindert ist um eine gewisse Grösse, entsprechend dem von den Capillargefässwänden und der Spannung des Gewebes geleisteten Widerstand. Dieser Druck, also der Blutdruck in den Capillaren, schiebt das Transsudat, die Lymphe in die Anfänge der Lymphgefässe hinein. Der stetige Ueberdruck, der im Halslymphstamm 8—20 Mm. Sodalösung beträgt, ist der Rest jenes Druckes, nachdem er den Widerstand in den Lymphgefässen und vollends in den Lymphdrüsen überwunden und dadurch sehr viel von seiner ursprünglichen Grösse eingebüsst hat. Ist aber der Blutdruck die wesentliche Triebkraft für die Lymphbewegung, so muss Zunahme des Blutdruckes eine Beschleunigung, Abnahme des Blutdruckes eine Verlangsamung des Lymphstromes herbeiführen. Beides hat Ludwig für den Lymphstrom des Hodens dargethan. Steigerung des Blutdruckes durch Compression der abführenden Venen hatte beschleunigten Abfluss der Lymphe zur Folge, während Herabsetzung des Blutdruckes den Lymphabfluss verzögerte. Im Halslymphstamm fand Weiss eine mittlere Geschwindigkeit von nur 4 Mm. in der Secunde.

Ausser der stetig wirkenden Triebkraft, die durch den Blutdruck gegeben ist, sind noch Hülfskräfte für die Lymphbewegung vorhanden: die Athembewegungen und ferner die Muskelbewegungen überhaupt. Der in der Brusthöhle verlaufende Ductus thoracicus steht, wie schon gelegentlich der Betrachtung der Druckverhältnisse im Thorax erörtert worden ist (S. 101), unter negativem Druck, es wird also eine Ansaugung des Inhaltes der peripheren, unter

dem vollen Atmosphärendruck stehenden Lymphgefässe nach dem Brustgang stattfinden, und diese Ansaugung, das Strömen der Lymphe von der Peripherie centralwärts wird noch dadurch befördert, dass in dem Endtheil der Vv. subclaviae, in den die Lymphstämme einmünden, ebenfalls ein geringer, meist sogar negativer Druck herrscht, der bei jeder Inspiration noch stärker negativ wird. Beim Pferd bestimmte Weiss den Druck im Ductus thoracicus zu 12 Mm. Quecksilber und sah denselben bei tiefen Inspirationen sogar negativ werden. Die Muskelbewegungen befördern die Lymphbewegung in gleicher Weise, wie wir dies bereits hinsichts der Blutbewegung in den Venen kennen gelernt haben (S. 61). Die Lymphgefässe führen wie die Venen Klappen, und zwar sieht die Klappentasche stets nach dem Herzen zu. Contrahiren sich nun die Muskeln einer Extremität, so werden die zwischen ihnen gelegenen Lymphgefässe comprimirt, der Inhalt derselben strebt also peripher- und centralwärts nach Orten niederen Druckes auszuweichen. Peripher wird dies unmöglich gemacht, indem unter dem Druck der regurgitirenden Lymphsäule die Klappen sich stellen und die Passage peripherwärts abschliessen. Es wird daher unter dem Druck der sich contrahirenden Musculatur der Inhalt der benachbarten Lymphgefässe centralwärts fortgeschoben. So lange ein Thier z. B. ein Hund ruhig daliegt und seine Gliedmassen nicht bewegt, sieht man aus der in das Endstück des Brustgangs am Halse eingebundenen Canüle die Lymphe ausserordentlich langsam ausfliessen, nur von Zeit zu Zeit fällt ein Tropfen ab. Sobald aber das Thier Bewegungen macht, nimmt die ausfliessende Lymphmenge zu; noch reichlicher sieht man den Lymphstrom fliessen, wenn die eine oder die andere Extremität rhythmisch in Bewegung versetzt wird z. B. das Hinterbein erhoben und durch Beugung im Hüft- und Kniegelenk dem Leib genähert wird. Solche rhythmische Bewegungen, sog. Pumpbewegungen verstärken den Lymphstrom ausserordentlich. Aber nicht nur die Musculatur der Extremitäten, auch die des Rumpfes gibt der Lymphbewegung einen Impuls. Die Bedeutung der Zwerchmusculatur sowie der Sehnen und Aponeurosen in dieser Hinsicht ist erst neuerdings von Ludwig und Schweigger-Seidel aufgedeckt worden. Diese Organe besitzen ein doppeltes System von Lymphgefässwurzeln, ein tiefer gelegenes und ein oberflächliches Netz, welch' letzteres in klappentragende Lymphgefässe übergeht. Bei jeder Bewegung werden die tiefer gelegenen Lymphgefässe angespannt, gedehnt und saugen Lymphe an, während die oberflächlichen comprimirt werden und ihren Inhalt in die klappentragenden Lymphgefässe entleeren; in der darauf folgenden Ruhepause wird der Inhalt des tieferen Netzes in das nunmehr freie oberflächliche Netz angesogen. Durch diesen Pumpmechanismus des Zwerchfells wird bewirkt, dass sowohl in der Brust- wie Bauchhöhle stets nur eine minimale Flüssigkeitsmenge die Oberfläche der Wandungen überzieht, dass also das in die serösen Säcke gesetzte Transsudat regelmässig resorbirt und in die Lymphwege abgeführt wird.

Unter normalen Verhältnissen ist daher die Menge dieser Trans-

sudate oder, wie man sie auch nennt, der serösen Flüssigkeiten so gering, dass eine chemische Analyse derselben sich kaum ausführen lässt. Unsere Kenntnisse dieser serösen Flüssigkeiten, so der Peritoneal-, Pleural-, Pericardial- und Cerebrospinalflüssigkeit beziehen sich daher auf pathologische Transsudate. Im Allgemeinen nähern sie sich hinsichtlich ihrer Zusammensetzung der Lymphe, sie besitzen ausnahmslos eine alkalische Reaction und einen wechselnden Eiweissgehalt. Am wasserreichsten ist die Cerebrospinalflüssigkeit; sie enthält kaum 1 pCt. fester Stoffe, während in den übrigen serösen Flüssigkeiten sich 4—6½ pCt. fester Stoffe finden. In der Regel enthalten sie nur Fibrinogen und auch davon nur wenig, daher sie meist nicht spontan gerinnen, sondern erst auf Zusatz von ein wenig defibrinirten Blutes (S. 21).

Es fehlt somit nicht an geeigneten Vorrichtungen, um die Ueberschüsse der zum Zweck der Ernährung der Gewebe transsudirten Blutflüssigkeit aufzunehmen und in das Blut zurückzuleiten. Wird indess einmal zu reichliches Transsudat gesetzt, wie es der Fall ist, wenn z. B. das Blut einen zu hohen Wasser- und geringen Eiweissgehalt besitzt, sodass die gesetzten Transsudatmengen nicht vollständig von den Lymphwurzeln aufgesogen werden, oder stellen sich dem Abfluss der Lymphe in das Venensystem aus krankhaften Ursachen Hindernisse in den Weg, so sammelt sich das Transsudat in den Gewebsinterstitien an, es bilden sich Wasseransammlungen unter der Haut, Oedeme, und solche in den serösen Höhlen, Höhlenwassersuchten oder Hydropsien. Wenn sich in gelähmten Gliedern oder in solchen, die lange unbeweglich gelegen haben, Wasser ansammelt, so wird dies einfach dadurch verständlich, dass eine der wesentlichsten Triebkräfte für den Lymphstrom, die Muskelbewegungen, fortgefallen sind.

Von grossem Interesse wäre es, die Grösse der gebildeten Lymphmengen zu kennen. Allein die in dieser Richtung vorliegenden Bestimmungen sind nicht recht brauchbar, einmal weil die Ausflussmengen für die gleichen Zeiten innerhalb weiter Grenzen, bis um das Vierfache schwanken und dann weil der innerhalb mehrstündiger Beobachtungsdauer gesetzte Lymphverlust zur Schwächung des Körpers und somit auch zur Abnahme der Lymphbildung führt. Um indess eine Vorstellung von der Grösse der Lymphproduction zu gewinnen, sei angeführt, dass ein mittelgrosser, nüchterner Hund pro Stunde etwa 40 Ccm. Lymphe gibt. Bei Pferden erhielt Colin in 12 Stunden 8—21 Kgrm. Lymphe, von Rindern in 24 Stunden 21 bis 95 Kgrm., bei Schafen 3—4½ Kgrm., bei Hunden ½—2½ Kgrm. Lymphe, entsprechend $^1/_{18}$—$^1/_7$ des Körpergewichtes. Hat der Lymphverlust eine bestimmte Grösse erreicht, so erfolgt aus noch unbekannten Gründen der Tod des Thieres, bei nüchternen Hunden nach einem Lymphverlust, der nur $^1/_6$—$^1/_4$ ihrer Gesammtblutmenge, also nur $^1/_{75}$ bis $^1/_{50}$ ihres Körpergewichtes beträgt.

Wie und wo erfolgt Aufsaugung, Resorption gelöster und ungelöster Bestandtheile? Da die Lymphgefässe sich überall

im Körper verbreiten, so wird an allen Orten unter der Haut, im Bindegewebe, in den Sehnen und Aponeurosen, serösen Höhlen u. s. w. eine Aufnahme gelöster Stoffe stattfinden können, die dann weiterhin mit dem Lymphstrom in die Blutbahn gelangen. Man hat diese Aufnahme, weil sie in den Interstitien der Gewebe statthat, wo die Lymphwurzeln liegen, auch wohl als interstitielle Resorption bezeichnet. Es ist bereits erwähnt worden, dass von den Lymphgefässen auch feinste ungelöste nur mechanisch suspendirte Partikel aufgenommen und fortgeführt werden; aber diese werden von den Lymphdrüsen abgefangen, gewissermassen abfiltrirt und bleiben in ihnen liegen. Auf der interstitiellen Resorption beruht eine Methode der Application von Arzneimitteln, die in neuerer Zeit in umfangreicher Weise verwerthet wird, die „subcutane oder hypodermatische Injection", wobei gelöste Arzneistoffe mittels einer mit einer feinen Stichcanüle versehenen kleinen Spritze unter die Haut, in das Unterhautbindegewebe, in welchem Lymphbahnen sich reichlich verbreiten, eingeführt werden.

Die weitaus umfangreichste Resorption, die Aufsaugung der Nährstoffe geschieht im Darm. Wir haben oben (S. 107) es als das eigentliche Princip der Mechanik und Chemie der Verdauung hingestellt, unlösliche Nährstoffe in Lösung überzuführen, ferner zwar lösliche, aber in schwer angreifbaren Cellulosekapseln eingeschlossene Nährstoffe auszulaugen, endlich gewisse in wässrigen Lösungen aller Art unlösliche Stoffe, wie die Fette und Oele so fein mechanisch zu vertheilen, dass sie in die Leibessubstanz überzutreten vermögen. So wird Stärke vom Mund- und Bauchspeichel in Dextrin und Zucker umgewandelt, in Wasser unlösliche oder coagulirte Eiweissstoffe durch den Magensaft und den Bauchspeichel in Peptone und andere in Wasser lösliche Modificationen übergeführt, ferner die in Wasser unlöslichen oder nur schwerlöslichen Salze z. B. Erdcarbonate und Erdphosphate durch die Säure des Magensaftes zum beträchtlichen Theil gelöst, endlich die mit Wasser nicht mischbaren Fette durch den Bauchspeichel und die Galle in eine höchst feine Vertheilung gebracht, in eine gute Emulsion verwandelt. Nun wissen wir, dass sich überall im Darm vom Magen bis zum After dicht unter dem Schleimhautepithel ein reichliches Netz von Blut- und Lymphgefässen verbreitet. Sind aber nur die Lymphgefässe befähigt zu resorbiren, oder erfolgt die Aufsaugung auch durch die Blutgefässe? Diese lange Zeit hindurch controverse Frage ist erst durch Magendie entschieden worden. Dieser Forscher hat gezeigt, dass nach Einführung eines löslichen Giftes in den Darm ein Thier, dessen Ductus thoracicus unterbunden ist, ebenso schnell zu Grunde geht, als ein normales Thier, und dass es ebenfalls stirbt, auch wenn der Darm nur noch durch die zu- und abführenden Blutgefässe mit dem übrigen Körper in Verbindung gelassen ist.

Zwischen dem Inhalt der Blut- und Lymphgefässe einerseits und dem Darminhalt anderseits wird nun durch das Schleimhautepithel und die dünnen Gefässwände hindurch nach den Gesetzen der Hydrodiffusion durch feuchte thierische Membranen

ein Stoffaustausch stattfinden, und es begreift sich leicht, dass auf diesem Wege: Wasser, Salze und Zucker aus dem Darmrohr in das in der Darmwand strömende Blut und die Lymphe übertreten können, sobald der Darminhalt an Wasser, Salzen resp. Zucker reicher ist als das Blut und die Lymphe. Und zwar wird der Uebertritt dieser Stoffe um so schneller erfolgen, je grösser der Unterschied im Gehalt an Wasser resp. Salzen und Zucker zwischen Darminhalt einerseits, Blut und Lymphe anderseits ist. Man hat wohl auch hier und da geglaubt, dass diese Diffusion durch eine Filtration unterstützt wird, und hat die Triebkraft für die Filtration, vermöge deren der Darminhalt durch die Darmwand hindurchgepresst werden sollte, in der peristaltischen Bewegung des Darms gesucht. Allein wenn man bedenkt, dass der Druck in den Blutcapillaren und selbst noch in den Venen des Darmrohrs recht beträchtlich ist, so wird man sich der Vorstellung entschlagen, dass durch die schwachen peristaltischen Bewegungen des Darms der Inhalt desselben unter solchen Druck versetzt werden könnte, dass nicht nur dem Blutdruck die Wage gehalten, vielmehr dieser noch überboten werden sollte.

Die Diffusion zwischen Blut und Darminhalt wird dadurch ausserordentlich befördert, dass infolge der raschen Blutströmung stets neue Flüssigkeitsschichten dem Darminhalt gegenüberstehen, sodass ungeachtet noch so lange fortgesetzter Diffusion es niemals zu einem vollständigen Concentrationsausgleich zwischen dem Darminhalt und dem in der Darmwand strömenden Blut kommen kann. Aber nicht nur die Oberfläche auf Seiten des Blutes und der Lymphe wird in jedem Momente erneuert, sondern auch die des Darminhaltes; jede peristaltische Bewegung mischt den Darminhalt durch einander, erneuert also die Oberfläche der diffundirenden Flüssigkeitsschicht und hierin, in der dadurch gesetzten Vergrösserung der diffundirenden Oberflächen liegt, nächst der Fortbewegung des Inhaltes durch den Darm, der Werth der Darmperistaltik für die Resorption. Alle diese Erwägungen würden jedoch den Vorgang der Resorption auf dem Wege der Diffusion doch nur verständlich machen für die bisher betrachteten Nährstoffe: Wasser, Salz- und Zuckerlösungen. Die Resorption der Eiweisse und Fette kann durch Diffusion unmöglich erfolgen. Wir haben oben gesehen (S. 169), dass aus einer Eiweisslösung kaum mehr als Spuren von Eiweiss in eine durch eine thierische Membran getrennte Flüssigkeit übertreten, aber auch dies nur, wenn der Unterschied der Concentration in Hinsicht des Eiweiss zwischen beiden erheblich ist. Wie soll aber in das Blutplasma, das schon an sich 7—8 pCt. Eiweiss enthält, oder in die Lymphe, deren Eiweissgehalt 3—4 pCt. beträgt, Eiweiss aus der Darmhöhle durch Diffusion eintreten? Eher könnten noch die in Wasser leicht löslichen und verhältnissmässig gut diffundirenden Peptone in das von letzteren höchstens Spuren enthaltende Blut oder in die Lymphe auf dem Wege der Membrandiffusion übertreten. Endlich kann doch die nur bei gelösten Substanzen stattfindende Diffusion für die nur mechanisch, wenn auch sehr fein vertheilten Partikelchen, wie emulgirte Fetttröpfchen unmöglich in Anspruch ge-

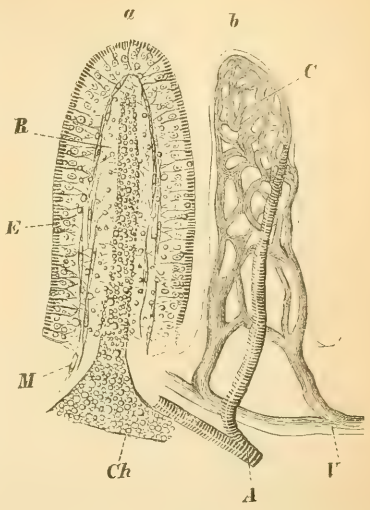
nommen werden. Es muss also zum mindesten die Resorption der Eiweisse und Fette anderweitig erfolgen. Die nähere Betrachtung dieses Umstandes führt zugleich zu der Frage, an welchen Stellen des Darms erfolgt die Aufsaugung der Nährstoffe? In der Schleimhaut der Mundhöhle kommt es wohl zu keiner erheblichen Resorption, verweilen doch die Speisen nur zu kurze Zeit in der Mundhöhle und sind sie doch in der Form, in welcher sie eingeführt werden, noch wenig für den Uebertritt in die Säfte vorbereitet. Anders ist es schon im Magen. Einmal verweilen hier die Ingesta schon beträchtlich lange, anderseits sind sie sowohl durch das Kauen als die Einwirkung des Mundspeichels und Magensaftes für die Aufsaugung zum Theil schon geeignet gemacht. Dass die Resorption von Wasser und mit ihm von darin gelösten Salzen und Zucker im Magen in beträchtlichem Umfange erfolgt, dafür sprechen Erfahrungen wie directe Versuche. Aus dem Magen (und zwar dem eigentlichen Drüsenmagen), dessen Pylorus zuvor unterbunden ist, verschwinden beträchtliche Mengen von eingespritztem Wasser, Salz- und Zuckerlösungen in kurzer Zeit. Auch bei unterbundenem Pylorus konnte Colin Hunde, Katzen, Kaninchen, Schweine durch Einspritzung von Strychnin, eines die heftigsten Krämpfe hervorrufenden Stoffes, vergiften. Ebenso gelang dies Bouley an Pferden, nur dass die Vergiftungserscheinungen erst später auftraten, als beim Hund. Dass auch schon im Magen Peptone zur Resorption gelangen, ist deshalb wahrscheinlich, weil im Chymus Peptone kaum je reichlich, vielmehr stets annähernd in denselben Mengen sich finden (S. 127).

Die Hauptresorptionsstätte stellt der Dünndarm vor; seine Schleimhaut ist reichlich mit den, plattgedrückten Fingern ähnlichen Zotten besetzt: Krause schätzt ihre Zahl im Dünndarm des Menschen auf rund 4 Millionen. Die Zotten stehen so dicht auf, dass zwischen ihnen eine freie Darmfläche nicht übrig bleibt. Im Allgemeinen sind die Zotten bei den Carnivoren reichlicher und deutlicher ausgebildet als bei den Herbivoren. Die Zotten sind reichlich von Blut- und Lymphgefässen durchzogen; sie geben sich schon dadurch als Resorptionsorgane zu erkennen, dass sie während der Verdauung, zumal wenn dem Thiere fetthaltige Nahrung gegeben wird, ein anderes Aussehen darbieten als im nüchternen Zustand. Bei Fettverdauung füllen sich nämlich die Epithelien, wie zuerst E. H. Weber beobachtet hat, reichlich mit Fett an.

Bau der Darmzotten. Das Stroma der Zotten (Fig. 18. a) wird gebildet von einem Netzwerk (R) sich kreuzender feinster Bindegewebsfasern mit eingelagerten Kernen nach Art des Reticulum der Lymphdrüsenfollikel (S. 176); das Reticulum ist mit kleinen Rundzellen (Lymphkörperchen) erfüllt. In der Axe jeder Zotte weichen die Bindegewebsbalken weit aus einander und lassen so einen oder zwei centrale Längshohlräume (Ch) entstehen, welche grössere Lymphräume vorstellen, die mit den Saftlücken zwischen den Bindegewebsbalken in Verbindung stehen. Dieses, einer eigenen Wand entbehrende centrale oder axiale Lymphgefäss ist mit einem einfachen Endothel ausgekleidet. In der Nähe der Zotten-

basis geht das Lymphgefäss in einen mit eigener Wand und Klappen versehenen Lymphcanal über. Brücke hat im Zottenstroma vereinzelte glatte Muskelfasern (M) entdeckt, welche das axiale Gefäss der Länge nach umziehen, später sind auch um den axialen Lymphraum ringförmig verlaufende Muskelfasern beschrieben worden. In jede Zotte (Fig. 18, b) tritt ferner von der Basis aus eine Arterie (A) ein, welche neben dem Lymphgefäss empor steigt, sich in der Nähe der Zottenspitze in ein dichtes Capillarnetz (C) auflöst, aus dem sich wieder 1—3 venöse Stämmchen (V) sammeln; die Anordnung der Arterie und der daraus hervorgehenden Capillaren, welche passend mit der eines Regenschirmes verglichen wird, bewirkt, dass jedesmal beim Einströmen des Blutes die Zotte aufgerichtet und besonders in ihrem oberen Theil verbreitert wird. Der bindegewebigen Grundlage sitzt das eigenthümliche Epithel der Zotten (E, Fig. 18, a) auf, das nach aussen, nach der Darmhöhle zu, einen feinstreifigen Saum zeigt. Diese Epithelien sind kegelförmig, und zwar ist ihre breite Basis nach dem Darmlumen gerichtet, ihr Protoplasma ist granulirt, besitzt einen bis zwei grosse Kerne und ist an der Basis in gröbere Stäbchen pinselartig zerklüftet. Das Fussende des Zellprotoplasma steht höchst wahrscheinlich mit dem Bindegewebsstroma in directer Verbindung oder besser mit den, in den Lücken zwischen den Balken des Zottenstroma befindlichen Saftcanälchen.

Fig. 18.



Darmzotte, auf der Höhe der Fettverdauung, schematisch.

Untersucht man die Darmzotten zu verschiedenen Zeiten der Fettverdauung mikroskopisch, so findet man hie und da vereinzelte Fetttröpfchen zwischen den Basalstäbchen der Epithelzellen, häufiger ist das Zellprotoplasma selbst dicht mit Fetttröpfchen erfüllt (Fig. 18, a), weiterhin füllen sich auch die Hohlräume des bindegewebigen Stroma zuerst an der Zottenspitze, später auch nach der Basis hinunter mit Fetttröpfchen an und endlich der axiale Lymphraum (Ch, Fig. 18, a). Wie gelangt nun das Fett in das Zottenepithel hinein? In Bezug hierauf besteht noch manche Controverse. Einige Autoren meinen, dass die durch den Bauchspeichel und die Galle auf's Feinste vertheilten Fetttröpfchen des Darminhaltes unter dem durch die peristaltische Bewegung gesetzten Druck hineingepresst werden können zwischen die Stäbchen der Epithelien und weiterhin durch das weiche Protoplasma hindurch, bis sie am Fussende der Zellen in die mit dem Protoplasma in Verbindung stehenden Saftlücken des Zottenstroma und von da in das centrale Lymphgefäss gelangen. Indess wie gross müssten wohl die Triebkräfte sein, um die Fetttröpfchen durch den Leib der Epithelien

zu treiben, und wie unbedeutend ist dem gegenüber der durch die Peristaltik gesetzte Druck auf den Darminhalt! Leichter verständlich erscheint die Resorption im Darmcanal, wenn man sie als Function der lebenden Protoplasmen auffasst. Nach dieser von Hoppe-Seyler nachdrücklichst vertretenen Auffassung ist die Darmzotte als ein lebender Organismus anzusehen, der von der Darmhöhle her die verschiedensten Stoffe erhält, welche je nach ihrer Affinität auf ihn einwirken und ihn zur chemischen Reaction veranlassen können. Gleichwie andere Protoplasmen feine Fetttröpfchen aufnehmen und nach kürzerer oder längerer Zeit wieder frei geben, so dürfte dies auch mit dem Protoplasma des Zottenepithels sein. In der That haben Thanhoffer u. A. den amöboiden Bewegungen anderer Protoplasmen ähnliche Bewegungen der Stäbchenfortsätze des Zottenepithels gesehen. Die Durchtränkung des Zottenepithels mit Galle dürfte, vermöge der Adhäsion der Galle zu Fett, die Aufnahme resp. das Eindringen der Fetttröpfchen wesentlich begünstigen (S. 159). Das weitere Eindringen der feinsten Fetttröpfchen in das Zottenparenchym wird nun durch die Thätigkeit der glatten Muskelfasern (Fig. 18, M) in den Zotten wirksam unterstützt. Indem sich diese Muskelfasern während der Verdauung periodisch oder rhythmisch zusammenziehen, wird die Zotte verkürzt, damit das Blut aus den Blutgefässen der Zotte herausgedrängt und der Inhalt des axialen Lymphraums in der Richtung nach dem grösseren Lymphcanal in der Submucosa entleert. Lässt nun die Contraction nach, verlängert und verbreitert sich die Zotte wieder, begünstigt durch den Druck des nunmehr einströmenden Blutes, so entsteht im centralen Lymphraum, in welchen die vorher ausgepresste Lymphe wegen der in dem grösseren Lymphcanal vorhandenen Klappen nicht regurgitiren kann, ein Vacuum, zu dessen Ausfüllung der Inhalt der in den axialen Lymphraum einmündenden Saftlücken und weiterhin der mit diesen in Verbindung stehenden Epithelprotoplasmen aspirirt und so das Vorrücken der in die Epithelien eingedrungenen resp. von ihnen aufgenommenen feinsten Fetttröpfchen nach dem centralen Lymphraum befördert wird.

Neuere Beobachtungen machen noch einen anderen Modus der Fettresorption höchst wahrscheinlich. Zawarykin und Wiedersheim haben unabhängig von einander durch methodische Untersuchung von Profilschnitten der Darmwand fettgefütterter Thiere in den verschiedenen Stadien der Verdauung entdeckt, dass die Lymphkörperchen des reticulären Stroma der Zotten in hervorragender Weise activ an der Fettaufnahme betheiligt sind, insofern sie sich aus dem adenoiden Gewebe durch die Lücken zwischen den Basalsäumen der Zottenepithelien auf die Oberfläche der Darmschleimhaut bewegen, um dort Fett aufzunehmen und dann, mit Fett erfüllt, auf demselben Wege wieder in's Zottenparenchym zurückzukehren und in die axialen Lymphcanäle zu gelangen. Diese Beobachtung ist seitdem wiederholt bestätigt worden. Die mit amöboider Bewegung begabten und für active Stoffaufnahme befähigten Lymphzellen vermögen nach den Ermittellungen von J. Munk auch Fette und Fett-

säuren aufzunehmen, selbst wenn dieselben bei der Temperatur des Thierkörpers nicht flüssig, sondern nur von butterweicher Consistenz sind wie z. B. der hoch schmelzende Hammeltalg (S. 104) und die noch höher schmelzenden Fettsäuren desselben (Schmelzpunkt 48 bezw. 56° C.). Ja auf Grund des Befundes, dass die Chylusgefässe des Dünndarms auch bei saurer Reaction des Darmchymus mit milchigem fetthaltigen Inhalt erfüllt sind, muss man schliessen, dass die amöboiden Lymphzellen Fette aufnehmen können, selbst wenn dieselben, wie bei saurer Reaction des Chymus, nicht emulgirt sind.

Auch die Aufsaugung der Peptone im Darm muss nach Fr. Hofmeister als ein activ-cellulärer Vorgang angesehen werden, als eine Function der lebenden Zellen, der Lymphkörperchen des adenoiden Gewebes der Magen- und Darmschleimhaut. Führt man Pepton direct in die Blutbahn oder in die Lymphbahn ein, so tritt es zu $^4/_5$ unverändert durch die Nieren heraus. Die Lymphzellen bei nüchternen und hungernden Thieren spärlich an Zahl, auf der Höhe der Verdauung dichtgedrängt anzutreffen, halten das Pepton fest und verhüten so, dass es, in das Blutplasma direct übertretend, der Ausscheidung durch die Nieren verfällt. Vielmehr tritt das Pepton, an die Lymphkörperchen gebunden, in die Lymphe und weiter in's Blut, kann in dieser Form den Kreislauf durchwandern und so vor der Ausscheidung durch die Nieren bewahrt, dem Körper zu Gute kommen. Auch das als Syntonin mit dem Chymus aus dem Magen übergetretene und das im Dünndarm noch nicht peptonisirte Nahrungseiweiss kann activ-cellulär resorbirt werden, haben doch Voit und Bauer gezeigt, dass selbst in den Dickdarm eingeführtes Eiweiss, wofern nur Kochsalz ihm beigegeben wird, in kurzer Zeit zur Aufsaugung gelangt.

Chylus. In die Lymphgefässe der Schleimhaut des Dünndarms werden zur Zeit der Verdauung, ausser den Peptonen, die emulgirten Fette der Nahrung aufgesogen; infolge dessen erfüllt eine mehr weissliche undurchsichtige, oft ganz milchartige Flüssigkeit jene Lymphcanäle, und diese emulgirtes Fett reichlich führende Flüssigkeit bezeichnet man wegen ihres Aussehens als Chylus oder Milchsaft und ferner die Lymphgefässe der Darmschleimhaut als Chylusgefässe zum Unterschied von den übrigen Lymphgefässen, deren Inhalt, da Fett darin nur in Spuren vorkommt, leicht gelblich und fast durchsichtig ist. Bei Fütterung mit fettfreier Nahrung ist der Inhalt der vom Darm kommenden Lymphgefässe nur opalescirend und von der Lymphe weder dem Aussehen noch der chemischen Zusammensetzung nach zu unterscheiden.

Eine prächtige natürliche Injection der Chylusgefässe auf der Darmoberfläche und zwischen den Platten des Mesenterium erhält man, wenn man einem Hund fettreiche Nahrung gibt und ihm 4 bis 6 Stunden später die Bauchhöhle öffnet. Man sieht dann die kleinen milchweissen Chylusgefässe sich zu grösseren Stämmchen sammeln, die Mesenteriallymphdrüsen durchsetzen und schliesslich in der Wurzel des Gekröses allesammt zu einem einzigen Stamm confluiren, dem

Truncus lymphaticus intestinalis, der sich vor der Einmündung in den Ductus thoracicus zu einem langgestreckten Sack, der Cysterna chyli erweitert. Die letztere sowie die aus den Lymphgefässen der unteren resp. hinteren Extremitäten und des Beckens hervorgehenden beiden Lendenlymphstämme bilden die Wurzeln des Ductus thoracicus.

Wasser und mit ihm im Wasser leicht lösliche Salze und Zuckerarten werden im ganzen Verlauf des Darmtractus bis an den Dickdarm herunter resorbirt. Nur dadurch, dass vom Wasser, den löslich Salzen und dem Zucker immer mehr und mehr durch die Darmwand hindurchtritt, werden die noch dünnflüssigen Contenta des Dünndarms allmälig eingedickt und verlassen bei manchen Thieren, so bei Fleischfressern und von den Herbivoren beim Pferd, Schaf und Kaninchen als mehr trockne consistente Kothballen oder Kothkügelchen den Darm. Vom Zucker lässt sich der Uebertritt in's Pfortaderblut direct nachweisen: nach Zuckerfütterung steigt der Zuckergehalt des Pfortaderblutes über den des Carotidenblutes. Man kann sich indess auch mit Hoppe-Seyler vorstellen, dass die Stoffe, welche im Dünndarm aufgesogen werden, sämmtlich zunächst von dem Zottenepithel aufgenommen und in die Anfänge der Chylusgefässe geführt, aber soweit sie leicht diffusibel sind, wie Zucker, Salze u. A. in das schnell fliessende Blut bis zur Ausgleichung der Concentration zwischen Darmlymphe und Blut übertreten. Dann brauchte der Chylus verdauender Thiere sich im Wesentlichen nur in Bezug auf den Fettgehalt von der Lymphe (und dem Chylus) nüchterner Thiere zu unterscheiden. Und dies ist in der That der Fall, wie nachfolgende Zusammenstellung von Analysen des Chylus beim Vergleich mit den oben (S. 175) gegebenen der Lymphe zeigt.

In 100 Theilen Chylus.	Mensch.	Hund.	Pferd.	Esel.
Wasser	90,5	91,2	92,8	90,2
Feste Stoffe	9,5	8,8	7,2	9,8
Fibrin	0,1	0,1	0,1	0,4
Albuminstoffe	7,0	2,7	4,0	3,5
Fett etc.	1,0	4,9	1,5	3,6
Extractivstoffe	1,4	0,3	0,8	1,6
Salze		0,8	0,8	0,7

Der Chylus besitzt eine alkalische Reaction und einen salzigen Geschmack; sein spec. Gewicht beträgt 1,018 - 1,027; kurze Zeit, schon 10 Minuten nach seiner Entfernung aus dem Körper, gerinnt er; das Coagulum presst, ähnlich wie bei der Lymphe, innerhalb der nächsten 2—4 Stunden ein mehr weniger milchweisses Serum aus. Der Chylus enthält 7—10 pCt. feste Stoffe, und dieses Plus von 3 bis 4 pCt. gegenüber der Lymphe kommt zumeist auf Rechnung seines Fettgehaltes, weniger seines Eiweissgehaltes. Der höchste Ge-

halt an Fett ist im Chylus des Hundes gefunden worden, von Hoppe-Seyler 6½ pCt., von Zawilski bei fettreicher Nahrung meist sogar über 8 pCt. Fett. Im Pferde- und Ochsenchylus ist der Fettgehalt nie sehr hoch (0,5—1,5 pCt.) gefunden, enthält doch auch das ihnen gereichte Futter (Hafer und Heu) nur wenig Fette. Nach den Beobachtungen von C. Schmidt an Füllen kommen auf 100 Kgrm. Thier in 24 Stunden 6,1 Kgrm. Chylus, von denen, hoch geschätzt, nur die Hälfte von den im Darm resorbirten Stoffen herrührt, während die andere, wahrscheinlich grössere Hälfte die aus den Parenchymflüssigkeiten aufgesogene Lymphe vorstellt. An morphotischen Elementen enthält der Chylus mehr weniger reichlich Lymphkörperchen und, wodurch er sich schon microscopisch von der Lymphe unterscheidet, sehr reichlich Fett, überwiegend in feinster staubförmiger Vertheilung, weniger in kleinen Fetttropfen oder Fettkügelchen. Häufig hat der Chylus, der aus dem Brustgang kurz vor dessen Einmündung in die V. subclavia gewonnen ist, eine blassröthliche Farbe, die besonders am Gerinnsel deutlich ist, ohne dass sich darin rothe Blutkörperchen — höchstens ganz vereinzelt — nachweisen lassen. Nicht selten nimmt die röthliche Farbe noch zu, wenn der Chylus der Luft ausgesetzt bleibt.

Die Resorptionsfähigkeit des Darms in einer gegebenen Zeit bewegt sich für die einzelnen Stoffe innerhalb bestimmter Grenzen. Wasser kann vom gesunden Darm in sehr reichlicher Menge aufgenommen werden, ohne dass deshalb die Faeces dünn oder breiig werden. Anders steht es dagegen mit den Fetten. Die Fettaufnahme erreicht sehr schnell ihre Grenze; nach Bidder und Schmidt resorbirt 1 Kgrm. Hund oder Katze pro Stunde kaum ½ Grm. Fett. Damit im Einklang stehen Erfahrungen von Voit, nach denen ein grosser Hund von 30 Kgrm. täglich höchstens 300 Grm. Fett verdauen kann. Ebenso gross ist die Resorptionsfähigkeit des menschlichen Darms für Fett. Wird Thieren zu viel Zucker eingeführt, so entstehen leicht Diarrhöen, sei es dass der in das Blut diffundirende Zucker einen reichlichen Wasserstrom aus dem Blut nach der Darmhöhle zieht oder dass ein Theil des Zuckers, soweit er noch nicht resorbirt ist, in den tieferen Partien des Darmrohrs der sauren Gährung anheim fällt unter Bildung von Milchsäure, Buttersäure u. A. (S. 157), deren reichliche Anwesenheit die Darmperistaltik anregt. Gibt man Hunden eine an Amylaceen sehr reiche Kost, so entstehen ebenfalls leicht Diarrhöen; die Faeces reagiren dabei exquisit sauer. Auch die Resorption von Albuminaten im Darm hat ihre Grenze, doch scheint es, als ob ein Uebermass von Albuminaten vom Darm besser vertragen wird und auch vollständiger zur Resorption gelangt, als dies bei allzu reichlicher Amylaceen- oder Fettnahrung der Fall ist. Werden reichlich Salze: Kochsalz, Natron- und Magnesiumsulfat (sog. Mittelsalze) eingeführt, so entstehen leicht Diarrhöen, indem der aus dem Darm in's Blut diffundirende Salzstrom nach den Gesetzen der Hydrodiffusion einen sehr reichlichen Wasserstrom aus dem Blut nach der Darmhöhle hinzieht.

Ausser den im Darm resorbirten Stoffen führt der Chylus noch die Darmlymphe ab, welche ebenso wie die Lymphe anderer Gewebe die Ueberschüsse des Bluttranssudates vorstellt, das um die vom Darm verbrauchten Stoffe verringert, dagegen mit einem Theil der Stoffwechselproducte des Darms beladen ist. Durch den Chylus und die Pfortaderwurzeln werden dem Blut die resorbirten Nährstoffe zugeführt, welche bestimmt sind den Ersatz für diejenigen Bestandtheile des Blutes zu liefern, welche von den Geweben bei den ständig in ihnen stattfindenden chemischen Umsetzungen verbraucht werden, nämlich: Wasser, anorganische Salze, Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette.

Findet auch durch die unversehrte Haut eine Resorption statt? Dass Stoffe, die eine Aetzwirkung ausüben und so direct die Papillarschicht der Haut freilegen, welche Dank der reichlichen Verbreitung von Blut- und Lymphgefässen in hervorragendem Maasse zur Aufsaugung geeignet ist, zur Aufnahme gelangen, liegt auf der Hand.

Was die gasförmigen Substanzen anlangt, so wissen wir aus der Lehre von der Gasdiffusion (S. 72), dass Gase thierische Häute durchdringen können. Und wie dies normal, wenn auch, wie wir sehen werden, in untergeordnetem Maasse, für den Sauerstoff der Luft und die Kohlensäure des durch die Haut strömenden Blutes der Fall ist, so geschieht es auch, wenn giftige Gase: Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff etc. auf die Haut geleitet werden, während Mund und Nase, von einer Gummikappe luftdicht umschlossen, die Einathmungsluft aus einem von diesen Gasen freien Raum beziehen, sodass das Eindringen der betreffenden Gase durch die Lunge mit Sicherheit ausgeschlossen ist. Da die Hornschicht der Haut in Wasser und wässrigen Flüssigkeiten höchstens oberflächlich aufquillt, so können flüssige Stoffe nur durch die praeformirten Poren der Haut eindringen, und diese Poren sind die Oeffnungen der Schweissdrüsen, der Haarbälge und Talgdrüsen. In diese Poren eindringend würden die flüssigen Stoffe gleichsam in vorgebildeten Capillarröhrchen aufsteigen, so an das diese Canäle umspülende Blutgefässnetz gelangen und, insoweit sie diffusibel sind, in das Blut übertreten. Allein für die gewöhnlichen Fälle, wo die Haut von wässrigen Flüssigkeiten oder wässrigen Salzlösungen umspült wird, hat ungeachtet mehrstündigen Verweilens eines oder mehrerer Extremitäten, ja selbst des ganzen Körpers, den Kopf ausgenommen, im Bade (die nothwendige Cautele vorausgesetzt, dass die Schleimhautöffnungen: Harnröhren-, Scheiden- und Aftermündung sicher verschlossen waren) eine Aufnahme des Badewassers oder der im Wasser gelösten Stoffe überzeugend nicht constatirt werden können. Wenn in einem Jodkaliumbade die Aufnahme von Jodkalium durch die Haut aus dem Uebertritt des Salzes in den Harn nachweisbar ist, so beruht dies darauf, dass ein Theil des Jod verdampft und mit der Inspirationsluft in den Körper eingedrungen ist: denn wird zur Verhütung der Verdunstung über die Oberfläche des Bades eine Oelschicht gebreitet, so ist der Uebergang von Jodkalium in den Körper nicht mehr nachweisbar. Man kann sich vorstellen, dass Wasser und wässrige Lösungen nicht oder sehr schlecht in die Haut eindringen, weil dem Aufsteigen der Flüssigkeiten von aussen in die Capillarröhrchen der Drüsenausführungsgänge der positive Druck entgegen wirkt, unter dem das Secret der Drüsen abgeschieden und von innen nach aussen fortbewegt

wird, ferner weil wässrige Lösungen zu dem mehr weniger fettigen Inhalt der Hautporen keine chemische Affinität haben, sich schlecht oder gar nicht damit mischen. In der That wollen einige Beobachter für Alkohol, Aether, Chloroform, Stoffe, welche bei Körpertemperatur verdampfen, und bei Terpentinöl, das sich ebenso wie die erstgenannten mit fetthaltigen Flüssigkeiten leicht mischt resp. löst, eine bessere Aufnahme von der unversehrten Haut constatirt haben. Indess kann die Frage der Hautresorption mit den bisherigen, zum Theil einander widersprechenden Erfahrungen noch nicht als abgeschlossen gelten. Werden Stoffe — am häufigsten hat man dies mit medicamentösen Substanzen versucht — kräftig in die Haut verrieben, also mechanisch in die Hautporen hineingepresst, so findet auch zweifellos Resorption statt. Danach scheint es also eines äusseren Druckes zu bedürfen, um Stoffe, welche beim einfachen, wenn auch länger hindurch fortgesetzten Contact mit der Haut nicht in die Hautporen eindringen, in letztere einzutreiben. Dass in der That die Hornschicht der Haut für die Aufsaugung hinderlich ist, ergibt sich daraus, dass nach Entfernung, ja schon nach geringer Abschilferung der Oberhaut so leicht Resorption z. B. von thierischen Giften (Fäulnissgift u. a.) eintritt, wie das bei Leichensectionen leider nicht zu selten beobachtet wird. Soviel ist jedenfalls sicher, dass der Haut, wenn überhaupt, nur ein unbedeutendes Resorptionsvermögen zukommt, und gerade hierin liegt die sehr wichtige und für den Organismus höchst werthvolle Bedeutung der Haut, ein Schutzmittel gegen das Eindringen schädlicher Stoffe der Aussenwelt in den Körper zu bilden.

6. Die Schicksale des Blutes auf seiner Bahn.

Zerfall und Neubildung der Blutkörperchen. Die im Darm resorbirten Nährstoffe gelangen durch die Chylusgefäss- und die Pfortaderwurzeln in's Blut und erneuern so die wesentlichen Bestandtheile des Blutplasma, welche bei den chemischen Processen in den Geweben, deren Betrachtung uns weiterhin beschäftigen wird, verbraucht worden sind. Lymphe und Chylus führen aber abgesehen hiervon auch noch neue morphotische Elemente dem Blut zu, nämlich die Lymphkörperchen. Diese entstammen zum überwiegend grössten Theil den mit Lymphkörperchen dicht erfüllten Follikeln der Lymphdrüsen, aus denen die durchströmende Lymphe jene morphotischen Elemente auswäscht (S. 176). Im reticulären Stroma der Darmzotten (S. 184) finden sich ebenfalls Lymphkörperchen, sodass ein Theil der Chyluskörperchen wohl dieser Quelle entstammt, mit dem Chylusstrom aus den Zotten fortgeschwemmt ist. Es würde durch das fortwährende Zuströmen von Lymphkörperchen mit Lymphe und Chylus das Blut mit farblosen Blutzellen überschwemmt werden, fände nicht auch dauernd ein Verbrauch von farblosen Blutzellen statt. Es fragt sich nun, welches ist das Schicksal der farblosen Blutzellen und wo erfolgt ihr Zerfall? Aus Gründen, die sich gleich ergeben werden, empfiehlt es sich, diese Frage auch auf die rothen Blutkörperchen

auszudehnen und die Schicksale, den Zerfall und die Neubildung der rothen Blutkörperchen zuerst zu besprechen. Von Veränderungen der rothen Blutkörperchen im circulirenden Blut, von einem Stoffaustausch zwischen ihnen und dem Blutplasma ist kaum etwas Sicheres bekannt. Auch ihr Zerfall wird mehr aus indirecten Erfahrungen erschlossen, als dass er direct beobachtet wäre. Da alle thierischen Farbstoffe Derivate des Blutfarbstoffs, des Haemoglobin, sind und in der Leber nicht unbeträchtliche Quantitäten von Farbstoffen gebildet werden, welche mit der Galle in den Darm ergossen dort zum Theil verändert (S. 160) und mit dem Koth und Harn aus dem Körper entfernt werden, so folgt schon hieraus, dass dauernd farbige Blutkörperchen zerfallen, deren Farbstoff weiterhin verschiedene Umwandlungen erfährt. Nach H. Quincke dürfte den rothen Blutkörperchen etwa eine vierwöchentliche Lebensdauer zukommen. Mit Sicherheit sind aber nur wenige Orte bekannt, an welchen dieser Zerfall erfolgt. Einmal ist die Leber dafür in Anspruch zu nehmen. Der Gallenfarbstoff, das Bilirubin ist identisch mit dem Haematoidin (S. 17), demjenigen krystallisirenden eisenfreien Pigment, das sich in Blutextravasaten innerhalb des Körpers bildet. Da in der Galle sich constant Eisenphosphat findet (S. 142), so liegt der Gedanke nahe, dass dieser Körper bei der Bildung des eisenfreien Bilirubin aus dem Haemoglobin als äquivalentes Nebenproduct entsteht. Für den Zerfall der rothen Blutkörperchen in der Leber spricht auch der Befund von Hirt, wonach im Blut der Lebervene sich die weissen Blutzellen etwa noch einmal so reichlich finden, als sonst, und dreimal so reichlich als im Blut der Pfortader; im Lebervenenblut kommt schon eine weisse Blutzelle auf 170 rothe Blutkörperchen in der Pfortader dagegen nur 1 auf 520, während in den meisten Gefässgebieten das Verhältniss 1 : 350 beträgt (S. 20). Für den Zerfall der Blutkörperchen bei der Harnbereitung in den Nieren liegen, abgesehen von den schon (S. 160) angedeuteten chemischen Beziehungen zwischen Haemoglobin, Bilirubin und Harnfarbstoff (Urobilin), keine thatsächlichen Anhaltspunkte vor. Dagegen gibt es ein anderes Organ, in dem rothe Blutkörperchen mit Sicherheit zu Grunde gehen; das ist die Milz. Aus jeder frischen Milz lassen sich grosse weiche Protoplasmamassen isoliren, in denen bald vollständige rothe, zuweilen etwas abgeblasste und geschrumpfte Blutkörperchen, bald Fragmente derselben, bald endlich vereinzelte rothe oder gelbe Pigmentkörnchen eingeschlossen sind; es sind dies die blutkörperchenhaltigen Zellen, deren Entstehung wohl so zu deuten ist, dass von den, weissen Blutzellen ähnlichen und mit amöboider Bewegung begabten Protoplasmamassen, die sich in dem Milzgewebe finden, rothe Blutkörperchen in den Zellleib hineingezogen worden sind und darin zerfallen. Für den reichlichen Zerfall rother Blutkörperchen in der Milz spricht auch die Beobachtung von H. Nasse, wonach sich in der Milz des Menschen und vieler Thiere, insbesondere alter Pferde und Ochsen gelbliche Körner finden, die im Wesentlichen aus Eisenoxyd bestehen. Das trockne Milzparenchym enthält bei alten Pferden nicht selten Eisen bis zu 5 pCt. seines Trockengewichtes. Dies

ist aber auch Alles, was über den Zerfall der rothen Blutkörper bislang bekannt ist.

Wissen wir nun auch nichts Bestimmtes über die Grösse und den Umfang ihrer Neubildung, so lässt sich doch erschliessen, dass dieselbe unter Umständen recht rege sein kann. Ueber allen Zweifel ist festgestellt, dass auch nach beträchtlichen Aderlässen sich die rothen Blutkörperchen und damit auch der Haemoglobingehalt des Blutes bei sonst gesunden Thieren und guter Ernährung in wenigen Tagen bis Wochen zu restituiren vermag (S. 24). Wie erfolgt aber die Neubildung rother Blutkörperchen? Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass, abgesehen von der ersten Anlage der Blutkörperchen, bei der weiteren embryonalen Entwicklung farblose Blutzellen sich in farbige, zunächst noch kernhaltige rothe Blutkörperchen umwandeln. Bei Kaltblütern sind von Koelliker, v. Recklinghausen u. A. die verschiedensten Zwischenstufen der Umwandlung farbloser Blutzellen zu rothen beobachtet worden. Dass auch bei Warmblütern die Bildung rother Blutkörperchen sich in gleicher Weise abspielt, dafür bieten die Untersuchungen von Semmer am Blut von Pferden, Katzen und Hühnern sowie eine Reihe pathologischer Erfahrungen genügende Stütze. Ueber die bei dieser Umwandlung vor sich gehenden chemischen Processe, insbesondere über die Bildung und Entstehung des Haemoglobin ist nichts bekannt. Sind nun die farblosen Blutzellen die Vorstufen und das Bildungsmaterial für die rothen, so hat die Neubildung der ersteren doppeltes Interesse. Wo bilden sich die farblosen Blutzellen? Als ihre Bildungsstätten sind bereits mehrere Organe bekannt, einmal die Lymphdrüsen, aus deren Follikeln die Lymphzellen von der durchströmenden Lymphe ausgespült werden (S. 176); die an die Lymphe abgegebenen Zellen werden durch Theilung der in den Drüsen zurückgebliebenen ersetzt. Beim neugeborenen Thiere sind die Lymphdrüsen verhältnissmässig gross, weiterhin erfolgt ihr Wachsthum relativ langsamer als dasjenige anderer Organe. Ein anderer, indess geringerer Theil von lymphoiden Zellen wird mit der Darmlymphe und dem Chylus aus dem Stroma der Darmzotten (S. 184) und aus den solitären und Peyer'schen Follikeln des Dünndarms ausgespült; letztere Gebilde sind in der That nichts Anderes als einfache oder aggregirte Lymphfollikel.

Eine fernere Quelle für die Bildung farbloser Blutzellen bildet die Milz und das Knochenmark. Das von Fortsätzen der Milzkapsel nach innen gebildete, von elastischen Fasern und reichlichen glatten Muskelzellen durchzogene bindegewebige complicirte Gerüstsystem (Trabekelsystem) der Milz wird von dem Parenchym, der Milzpulpa, erfüllt, welches wie die Lymphdrüsen aus einem feinfasrigen, kerntragenden Reticulum besteht, in dessen Maschen weisse Blutkörperchen und den Lymphzellen ähnliche, aber sehr viel grössere farblose Zellen (die eigentlichen Pulpazellen), nur weniger dicht als in den Lymphdrüsen stecken. Die in die Milz eintretende Arterie erhält von der Milzkapsel eine Scheide, welche die Arterie bis in die feinsten Verzweigungen begleitet und sich schliesslich in dem Reticulum verliert. Den

in dem Bindegewebsgerüst sich verbreitenden feineren Arterienzweigen sitzen weisse elliptische Körperchen, wie Beeren auf, die Malpighischen Körperchen oder Follikel der Milz, in der Kalbsmilz mit blossem Auge erkennbar; sie stellen gewissermassen Auflockerungen zwischen Arterienscheide und Adventitia vor, welche von reticulärem Bindegewebe mit eingelagerten Lymphkörperchen erfüllt, also analog den Lymphfollikeln gebildet sind. Die Arterienzweige gehen schliesslich besenreisartig in die feinsten Aestchen, die Penicilli, auseinander, welche sich nach den Untersuchungen von W. Müller frei in die Pulpa öffnen, das Blut ergiesst sich in die Maschen des reticulären Pulpagewebes (die „intermediären Blutbahnen" der Pulpa), sickert zwischen den hier befindlichen lymphoiden Zellen durch und sammelt sich aus diesen wieder in die offenen Anfänge der Venen. Daher findet man auch in dem Reticulum rothe Blutkörperchen zwischen den Pulpazellen gelagert. Wir stossen hier zum ersten Mal auf ein Organ, in welchem die Blutbahnen gegen das Parenchym nicht durch Gefässwandungen abgeschlossen sind. Indem nun das Blut das Pulpagewebe durchsetzt, tritt es in directe Berührung mit den lymphoiden Pulpazellen und spült letztere reichlich aus, daher das Milzvenenblut auch sehr reich an weissen Blutzellen ist. Während das Verhältniss der weissen zu den rothen Blutkörperchen sonst 1 : 350 ist (S. 20), steigt es im Milzvenenblut auf 1 : 70, ja auf 1 : 60, ein Beweis für die Mengen der aus der Milz dem Blut zugeführten farblosen Blutzellen.

Eine weitere Brutstätte für die Bildung farbloser Blutzellen stellt das rothe Knochenmark vor, dessen Structur im Wesentlichen der der Lymphdrüsen ähnelt. Das Knochenmark ist bei jungen Thieren roth, bei alten gelb, indem bei letzteren ein grosser Theil der Zellen fettig degenerirt ist. Auch hier werden von dem durchströmenden Blut die den Lymphzellen sehr ähnlichen Markzellen ausgeschwemmt, daher die Markcapillaren und -Venen reich an farblosen Zellen sind. Das Knochenmark erregt, abgesehen hiervon, auch noch in anderer Hinsicht besonderes Interesse, ist es doch dasjenige Gewebe, in dem einzig und allein bei ausgebildeten Säugethieren (auch beim Menschen) bisher mit Sicherheit, zuerst von E. Neumann, regelmässig jene mit rothem Farbstoff erfüllten Protoplasmamassen, Uebergangsformen zwischen farblosen und farbigen Blutzellen gefunden werden, welche für die Neubildung der rothen Blutkörper so bedeutungsvoll sind. Dass indess auch in anderen Organen rothe Blutkörperchen neugebildet werden müssen, geht schon mit Nothwendigkeit daraus hervor, dass auch rothe Blutkörperchen bei Thieren vorkommen, die keine Knochen besitzen, wie die Neunauge und Lamprete (Petromyzon); wo die Neubildung der letzteren stattfindet, ist noch nicht ermittelt; Einige haben dafür — wohl mit Unrecht — die Milz in Anspruch nehmen wollen.

Endlich gehört ihrem Bau nach gleichfalls hierher die Thymusdrüse, nur dass sie während einer kurzen Lebensepoche besteht und functionirt, um dann einem langsamen Rückbildungsprocess zu unterliegen. Die

Thymus, welche im vorderen Mittelfellraum (der Brusthöhle) liegt, besteht aus Läppchen oder Acini, welche genau dieselbe Structur, wie die Lymphdrüsen zeigen. Die schon von Hewson vor mehr als 100 Jahren ausgesprochene Ansicht, dass die Thymus eine Lymphdrüse ist, dazu bestimmt, in ihren Alveolen neue Lymphkörperchen zu bilden und diese mittels der Lymphbahnen dem Blute zuzuleiten, hat sich mehr und mehr bestätigt. Während der späteren Stadien des Embryonallebens und in der ersten Epoche des Extrauterinlebens, wo das Wachsthum der Gewebe und Organe eine so massenhafte Vermehrung der rothen Blutkörperchen benöthigt, also auch die farblosen Blutzellen, die sich weiterhin in farbige umwandeln, sehr reichlich gebildet werden müssen, unterstützt die Thymus die anderen Brutstätten der morphotischen Blutelemente: die Lymphdrüsen, die Milz und das Knochenmark in ihrer Function als Bildungsorgane der Blutkörperchen. In der späteren Lebenszeit, wo eine so rege Neubildung der Blutzellen nicht mehr erforderlich ist und daher die anderen Bildungsstätten für die morphotischen Blutbestandtheile durchaus genügen, fällt die Thymus als überflüssig der Rückbildung, der fettigen Entartung anheim und verschwindet nach und nach vollständig, beim Menschen meist mit Beginn der Pubertät, beim Pferde und beim Rind in der Regel nach dem 2. Jahre.

Sind nun aber diese blutbildenden Organe dem Thierkörper unentbehrlich oder kann eins oder das andere von ihnen ohne merkliche Störung fehlen resp. künstlich entfernt werden? Es ist diese Frage mit Bezug auf die vielfach ventilirte Function der Milz nicht ohne Interesse. Nachdem man sich lange vergeblich bemüht hatte, die Function der Milz zu ermitteln, versuchte man, ob der Organismus die Ausrottung der Milz vertrüge. Bardeleben hat wohl zuerst diese Operation mit Glück ausgeführt. Neuere Untersuchungen haben nun gezeigt, dass die Milz kein absolut unentbehrliches Organ ist, dass indess nach ihrer Entfernung aus dem Körper fast regelmässig die Lymphdrüsen anschwellen und stets das Knochenmark eine Wucherung seiner Markzellen zeigt. In ihrer Function als Lymphzellenbildner können also die Lymphdrüsen und das Knochenmark für die Milz vicariirend eintreten. Abgesehen davon scheint die Milz auch zu der Verdauung in indirecter Beziehung zu stehen; wenigstens sieht man sie regelmässig auf der Höhe der Verdauung anschwellen und gegen Ende der Verdauung wieder abschwellen. Die Zu- und Abnahme ihres Volumens kommt fast ausschliesslich auf Rechnung ihres vermehrten resp. verminderten Blutgehaltes.

Die Milz ist sehr reich an Zerzetzungsproducten der Eiweissstoffe. Im ausgepressten Milzsaft sind nachgewiesen: Leucin, Tyrosin, Xanthin und Hypoxanthin (S. 206), ferner Cholestearin und verschiedene zum Theil eisenhaltige Pigmente; von organischen Säuren: Ameisen- Essig-, Butter-, Milch- und Harnsäure. Des Vorkommens gelblicher Körner von Eisenoxyd ist bereits gedacht (S. 192).

Den Lymphdrüsen oder, wie man sie wohl auch nennt, den Blutgefässdrüsen werden hie und da zwei Organe angereiht: die Schilddrüse und die Neben-

nieren. Die Schilddrüse hat einige Aehnlichkeit mit einer Lymphdrüse, ausserdem finden sich darin mit Epithelien ausgekleidete und von einem eiweissreichen Saft erfüllte Hohlräume. Die Function der Schilddrüse ist noch in Dunkel gehüllt. Nach (chirurgischer) Ausrottung der Schilddrüse beim Menschen hat man neuerdings wiederholt die Intelligenz so abnehmen sehen, dass das betreffende Individuum den Eindruck eines Blödsinnigen machte. Indess lässt sich daraus noch kein bestimmter Schluss auf die normale Function des Organs ziehen.

Das andere Organ, die Nebennieren, scheint gar nicht hierher zu gehören. Zwar besitzen sie einen mit den Follikeln entfernt ähnlichen Bau, ausserdem aber enthält ihre Marksubstanz ganz gewaltig ausgebildete Nervenzellen. Nach Addison soll eine bisher nur beim Menschen beobachtete eigenthümliche, durch dunkle Braunfärbung der Haut charakterisirte Krankheitsform, welche fast ausnahmslos unter gänzlichem Kräfteverfall zum Tode führt, mit einer Erkrankung (häufig käsigen Entartung) der Nebennieren verbunden sein. Ein Verständniss der Function der Nebennieren wird durch diese pathologische Erfahrung nicht gewonnen.

Schicksale des Blutplasma auf seiner Bahn. Die Veränderungen, die das Blut während des Strömens durch die Lungencapillaren erfährt, beruhen auf dem Diffusionsaustausch der Gase des Blutes mit der Lungenluft und berühren daher die im Blutplasma enthaltenen Stoffe so gut wie gar nicht. Ebenso wenig erfährt das Blut merkliche Veränderungen auf seiner Bahn vom linken Herzen bis zu den kleinsten Arterien; in diesen und in den Capillaren transsudirt das Blut die Lymphe, wird dadurch concentrirter und enthält in einem gegebenen Volumen mehr rothe Blutkörperchen, daher auch das venöse Blut etwas reicher an Haemoglobin ist, als das arterielle. Unsere übrigen Kenntnisse in dieser Hinsicht beschränken sich auf die Veränderungen, welche wir aus dem stofflichen Verlust erschliessen, den das Blut durch die Ausscheidungen seitens der Nieren und der Haut erleidet. Die Ausgaben, die infolge der Bereitung der Verdauungssäfte dem Blut erwachsen, sind zum grössten Theil nur zeitweilige, indem die Verdauungssäfte nur einen intermediären Kreislauf durchmachen, nach Erfüllung ihrer chemischen und physikalischen Functionen bis auf kleine Antheile aus der Darmhöhle resorbirt werden und durch die Pfortaderwurzeln und den Chylus in's Blut zurückkehren. Ferner nimmt das Pfortaderblut, wie uns bereits bekannt, eine Anzahl Nährstoffe aus dem Darmrohr auf, sei es durch directe Resorption seitens ihrer Wurzeln, der Darmvenen oder dadurch, dass sie dem langsamer sich bewegenden Chylusstrom die von letzterem aufgenommenen Stoffe, soweit sie leicht diffusibel sind, entzieht (S. 188).

Bildung von Glycogen und Zucker in der Leber. Abgesehen von der schon betrachteten Gallenbereitung kommt der Leber noch eine Function zu, die man kurz als die Zuckerbildung oder Glycogenbildung (Glycogénie) bezeichnet. Cl. Bernard hatte 1848 zuerst in der Leber constant einen nicht unbeträchtlichen Zuckergehalt gefunden und weiter gezeigt, dass der Zuckergehalt in der

Leber je nach der Ernährung der Thiere innerhalb weiter Grenzen schwankt. Erst 1857 erkannte er und gleichzeitig in Deutschland Hensen, dass nicht sowohl Zucker in der Leber vorhanden ist, als ein anderes, leicht in Zucker übergehendes Kohlehydrat, Glycogen (Zuckerbildender Stoff), und dass nach dem Tode durch ein diastatisches Ferment in der Leber das Glycogen ziemlich schnell in Zucker umgewandelt wird. Wie die absterbende Leber, so wirkt auch das Blut diastatisch, daher das Lebervenenblut, in welches jenes Kohlehydrat übertrete, sich vor dem Pfortaderblut durch einen grösseren Gehalt an Zucker auszeichne. In den Leberzellen ist das Glycogen vorzugsweise um die Zellkerne in amorphem Zustand abgelagert. Das Glycogen, durch Auskochen der noch lebenswarmen Leber mit Wasser und Fällung des vom Eiweiss befreiten Decoctes mit Alcohol gewonnen, ist, rein dargestellt, eine weisse amorphe stickstofffreie Substanz, welche in Wasser sich löst oder, wie die opalescirende Beschaffenheit seiner Lösung zeigt, wohl nur aufquillt; in verdünnten Alkalien löst es sich klar auf, mit Jodlösung färbt es sich burgunderroth wie das Dextrin (S. 105). Es steht seinen Eigenschaften nach zwischen Amylum und Dextrin (höchst wahrscheinlich kommt ihm ebenfalls die Formel $C_6H_{10}O_5$ zu) und ist als Anhydrid des Traubenzuckers aufzufassen. Verdünnte Mineralsäuren, Malz-, Speichel-, Pancreasdiastase, ebenso Blut verwandeln es in Zucker (und zwar die Fermente in Maltose [S. 115]); verdünnte Salpetersäure zersetzt es, wie das Amylum zu Oxalsäure. Bei ungenügender Nahrung vermindert sich der Gehalt der Leber an Glycogen; nach längerer Inanition, bei Kaninchen schon nach 5 Tagen, bei Hunden erst nach 14—18 Tagen, verschwindet es aus der Leber gänzlich oder bis auf Spuren. Die wesentlichsten Glycogenbildner sind stickstofffreie Substanzen, namentlich die Zuckerarten; durch Einführung von Stärke, Traubenzucker, Rohrzucker, Fruchtzucker und Milchzucker, von Gummi und Pflanzenschleim sowie von Glycerin in den Darm steigt die Menge des in der Leber gebildeten Glycogen beträchtlich an. Dass die Entstehung des Glycogen in erster Linie in den Kohlehydraten der Nahrung gesucht werden muss, ergibt sich daraus, dass das normale, infolge mehrtägiger Inanition glycogenfreie Lebergewebe den mit dem Blutstrom ihm zugeführten Zucker dem Blut unter Bildung von Glycogen zu entziehen vermag; bei einer solchen directen Umwandlung von Kohlehydraten zu Glycogen müsste aus ersteren Wasser austreten (Theorie von der Anhydridbildung des Glycogen). Es scheint danach die Glycogenbildung in der Leber die Bedeutung zu haben, dass lösliche und leicht zersetzliche Kohlehydrate in einer schwerer löslichen Form in der Leber deponirt und so Vorräthe an den für die Zwecke des Körpers erforderlichen Kohlehydraten aufgespeichert werden, gewissermassen ein Reservefonds gebildet wird, der in Zeiten der Noth, wo dem Organismus eine ungenügende Nahrung zu Gebote steht, angegriffen wird und durch seinen Zerfall anderweitiges Körpermaterial (Eiweissstoffe und Fette), eine Zeit lang wenigstens, vor dem Verbrauch schützt. Im Einklang damit steht

die Thatsache, dass beim Hungern zuerst das Leberglycogen angegriffen wird und nach kürzerer oder längerer Inanition bis auf Spuren schwindet. Erfolgt die Bildung des Glycogen in erster Linie aus den Kohlehydraten der Nahrung, so sind doch auch Eiweissstoffe Glycogenbildner: lässt man Kaninchen mehrere Tage hungern, bis ihre Leber glycogenfrei ist, und gibt ihnen dann Fibrin oder Leim, so findet man in der Leber wieder Glycogen. Bei gleicher Menge von Kohlehydraten in der Nahrung nimmt nach Wolffberg der Glycogengehalt der Leber mit steigender Eiweisszufuhr zu. Dagegen erweist sich Fett bei innerlicher Einführung unfähig, Glycogen zu bilden.

Die Lehre Bernard's von der Zuckerbildung in der Leber aus Glycogen schien der weiteren Forschung nicht Stand zu halten. Pavy hat gezeigt, dass die Leber, dem wo möglich noch lebenden Thiere entzogen und in kürzester Frist verarbeitet, ausschliesslich Glycogen und von Zucker kaum mehr als Spuren enthält; auch glaubte er das Lebervenenblut nicht zuckerreicher zu finden als das Pfortaderblut. Pavy kam infolge dessen zu der Anschauung, dass die Zuckerbildung eine postmortale Erscheinung ist, bedingt durch die diastatische Wirksamkeit der beim Absterben der Leber frei werdenden Fermente. Bestätigungen der Pavy'schen Angaben führten dazu, der Leber das Vermögen der Zuckerbildung abzusprechen, und nur die Function der Glycogenbildung zu lassen.

In neuester Zeit hat Seegen am entschiedensten die Zuckerbildung in der Leber vertheidigt, die er für eine der wichtigsten Functionen des Stoffwechsels erachtet. Einmal findet er auch in den noch lebenswarmen Lebern etwa 0,5 pCt. Zucker unabhängig von der Art der Ernährung, und eine rasche Zuckerzunahme in der ausgeschnittenen Leber, ohne dass der Glycogenbestand eine wesentliche Abnahme erleidet. Da ferner auch bei Fettfütterung, bei der nahezu kein Glycogen gebildet wird, und beim Hunger, wo das Glycogen sehr rasch auf ein Minimum sinkt, ständig Zucker aus der Leber durch das Lebervenenblut ausgeführt wird, dürfte das Leberglycogen an der Zuckerbildung kaum betheiligt sein. Der Leberzucker bildet sich höchst wahrscheinlich aus Peptonen; denn auch bei Fütterung mit Peptonen nahm der Leberzucker auf das Dreifache zu, andererseits zeigte das Pfortaderblut den niedrigsten Zuckergehalt 0,13 pCt., das Lebervenenblut 0,25—0,28 pCt., also das Doppelte, dagegen das Blut der Carotis und Cruralis nur 0,15 pCt. Zucker. Somit müssen Peptone, also überhaupt Eiweissstoffe, das Bildungsmaterial für den Leberzucker abgeben. Unter Berücksichtigung der Geschwindigkeit der Blutströmung in der Leber und der das ganze Organ in 24 Stunden durchsetzenden Blutmenge würden bei einer Zunahme des Zuckergehaltes vom Lebervenenblut gegenüber dem Pfortaderblut um 0,1 pCt. 100 bis 200 Grm. Zucker aus der Leber aus- und in den allgemeinen Kreislauf übergeführt werden. Diese beträchtliche, in den Kreislauf transportirte Zuckermenge muss in den Geweben umgesetzt werden, da in der Norm der Harn zuckerfrei ist.

Eine Beziehung der Bildung und Anhäufung des Glycogen zur

Gallenbildung besteht höchst wahrscheinlich, ebenso steht damit wohl auch die Fettbildung in der normalen Leber im Zusammenhang. Junge Protoplasmen, farblose Blutzellen, Eiterzellen und alle embryonalen Gewebe enthalten Glycogen; demnach scheint für den Aufbau und das Wachsthum der Zellen das Glycogen von Bedeutung zu sein. O. Nasse hat ferner gezeigt, dass der Muskel relativ viel Glycogen (bis fast 1 pCt.) enthält und diesen Stoff bei der Contraction zersetzt, verbraucht. Allein ob das Muskelglycogen aus der Leber stammt, ist um so mehr zweifelhaft, als nach mehrtägigem Hungern, wenn die Leber bereits glycogenfrei ist, der Glycogenvorrath in den Muskeln sich noch fast unversehrt erweist. Hinwiederum beeinflusst angestrengte Muskelarbeit den Glycogengehalt der Leber recht erheblich; ein Hund, den Külz 2 Stunden im Tretrade laufen liess, büsste sein Leberglycogen völlig ein.

Es verdient noch Erwähnung, dass pathologisch bald dauernd bald nur vorübergehend eine Ausscheidung von Traubenzucker durch den Harn stattfindet; man bezeichnet diesen Zustand als Zuckerharnruhr oder Diabetes mellitus und, wenn er nur vorübergehend ist, als Glycosurie oder Melliturie. Cl. Bernard gelang es künstlich Thiere in Glycosurie zu versetzen und zwar durch Verletzung des Bodens vom 4. Hirnventrikel; diese Operation hat unter dem Namen des Zuckerstichs oder der Piqûre eine grosse Berühmtheit erlangt. Wir kommen auf diese Frage gelegentlich der Physiologie der verlängerten Marks noch zurück. Hier sei nur angeführt, dass dieser nervöse Eingriff höchst wahrscheinlich dadurch Zuckerausscheidung durch den Harn bewirkt, dass durch Vermittlung anderer nervöser Bahnen (der Nn. splanchnici) die Circulationsverhältnisse in der Leber gestört und damit das Leberglycogen reichlich in Zucker übergeführt wird und in's Blut übertritt; infolge des grossen Zuckergehaltes im Blut geht Zucker auch in den Harn über.

Um die Veränderungen, die das Blut während der Circulation durch die Leber erfährt, festzustellen, sind vergleichende Analysen des Blutes der Pfortader und der Lebervenen ausgeführt worden. Hoppe-Seyler und Drosdoff haben gefunden, dass das Pfortaderblut mehr feste Stoffe und zwar mehr Fette und mehr Salze, dagegen weniger Cholestearin und Lecithin enthält als das Blut der Lebervenen. Nach Seegen ist das Lebervenenblut viel reicher an Zucker als das Pfortaderblut. Es gibt also das die Leber durchströmende Blut an die Leber feste Stoffe (etwa 2 pCt.) ab und darunter besonders Fette und Salze. Von dem in der Leber gebildeten oder ihr zum Theil mit dem Pfortaderblut zugeführten Cholestearin und Lecithin geht ein Theil in die Galle (S. 142), ein anderer geringerer, zugleich mit dem in der Leber gebildeten Zucker in das Lebervenenblut über. Ferner ist nach v. Schröder in der Leber die Bildungsstätte für den Harnstoff zu suchen. Wird die dem eben getödteten Hunde entnommene „überlebende“ Leber bei Körperwärme mit Blut durchspült, dem Ammoniaksalze zugesetzt sind, sodass das Gewebe mit dem durchgeleiteten Blut allseitig in Berührung kommt,

so findet man in dem aus der Lebervene ausfliessenden Blut einen Theil der Ammoniaksalze in Harnstoff umgewandelt.

Ebenso ist nach Minkowski bei denjenigen Thieren, in deren Harn Harnsäure die Stelle des Harnstoffs vertritt, so bei Vögeln und Reptilien, die Leber gleichfalls die Bildungstätte für die Harnsäure. Schliesst man die Leber bei Vögeln aus dem Kreislaufe aus oder exstirpirt man sie, so enthält der danach gelassene Harn nur Spuren von Harnsäure und statt dieser reichlich Ammoniaksalze und Milchsäure; also muss die Leber in der Norm auch die ihr zugeführte Milchsäure zerstören.

Die Leber der Säugethiere enthält 28—29 pCt. feste Stoffe, darunter nur 0,8 pCt. anorganische Salze; von organischen Stoffen: Albumin, Globulin (vielleicht identisch mit dem Myosin der Muskeln), Nuclein, Glycogen und etwas Zucker, ferner mehr oder weniger reichlich Fett. Unter den Salzen prävaliren, wie in allen Geweben, die Kali- über die Natronverbindungen und die Phosphorsäure über das Chlor.

Was endlich die Veränderungen anlangt, welche das Blut beim Hindurchströmen durch die Nieren erleidet, so ist aus den vergleichenden Untersuchungen des Blutes der Nierenarterie und Nierenvene von Picard und Gréhant nur bekannt, dass das Arterienblut 2—3mal so reich an Harnstoff ist als das Venenblut. Bei den vielen Stoffen indess, die mit dem Ausscheidungsproduct der Nieren, dem Harn, den Körper verlassen, müssen die stofflichen Verluste, die das Blut auf der Bahn durch die Nieren erfährt, viel umfangreicher sein; es müssen ausser dem Harnstoff reichlich Wasser, Salze und eine Reihe anderer Stoffe vom Blute abgegeben werden. Die Lücke, welche die vergleichende Untersuchung des zu- und abführenden Blutes hier noch lässt, wird einigermassen dadurch ausgefüllt, dass wir die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Nierenausscheidung, des Harns, ziemlich genau kennen und danach die Ausgaben, die dem Blut für die Zwecke der Harnbereitung erwachsen, annähernd abschätzen können.

7. Die Ausscheidungen aus dem Körper.

Die Gruppe der Ausscheidungen aus dem Thierkörper, zu der wir jetzt übergehen, unterscheidet sich von den bis dahin betrachteten Ausscheidungen auf dem Wege der Athmung, ferner den Verdauungssäften und der Lymphe in wesentlichen Punkten. Durch die Lungen werden die Ueberschüsse der im Körper gebildeten Kohlensäure und z. Th. des Wassers in Gasform nach aussen abgegeben. In den Verdauungssäften haben wir Drüsensecrete kennen gelernt, die einmal dazu bestimmt sind, das Rohmaterial der Nahrung physikalisch und chemisch zu verarbeiten und zur Aufnahme in die Körpersäfte geeignet zu machen, also eine Leistung für den Körper zu erfüllen und nach vollbrachter Function ganz oder zum grossen Theil wieder aus

der Darmhöhle in das Blut zurückzukehren. Die Lymphe ist dazu bestimmt, die Ueberschüsse des die Gewebe mit Ernährungsmaterial versorgenden Bluttranssudates, vereint mit den von den Geweben selbst gebildeten Zerfallsproducten, dem Blute zuzuführen. In beiden Fällen handelt es sich um Ausscheidungen, welche an einer oder verschiedenen Stellen des Körpers erfolgen, an anderen Stellen wieder in unveränderter oder veränderter Gestalt aufgesogen werden und so in das Blut zurückkehren. Mit der Lymphe wird nun aber dem Blute eine beträchtliche Menge von Stoffen zugeführt, welche von den Geweben bei den ständig in ihnen stattfindenden Umsetzungen gebildet werden und für die Zwecke des thierischen Körpers unbrauchbar sind, Zerfallsproducte der organischen Körper- und Nahrungsbestandtheile, welche dem Blute dauernd zugeführt und in ihm sich anhäufend schwere Störungen in dem Gang der thierischen Maschine hervorrufen würden. Diese Stoffe, die man deshalb wohl auch als „Auswurfsstoffe" bezeichnet, müssen aus dem Blute entfernt werden, und Ausscheidungen dieser Art, welche dem Organismus keinen Dienst weiter leisten sollen, sondern nur die Bestimmung haben, aus dem Körper entfernt zu werden, das Blut von den ihm ständig aus den Geweben zugeführten Auswurfsstoffen zu reinigen und es zugleich der über den Bedarf aufgenommenen Ueberschüsse an und für sich brauchbarer Stoffe, wie des Wassers und gewisser Salze zu entledigen, bezeichnet man als Excrete zum Unterschied von den Secreten. Hierzu gehört in erster Linie die Ausscheidung der Nieren, der Harn, und die Ausscheidung der Haut, der Schweiss.

Während die Zerfallsproducte der C-, H- und O-haltigen Verbindungen (Kohlehydrate, Fette) in Form von Kohlensäure und Wasserdampf zumeist durch die Lungen den Körper verlassen, wird Stickstoff, wenigstens bei den Carnivoren und Omnivoren, so gut wie gar nicht in Gasform vom Körper ausgeschieden (S. 71). Der Thierkörper ist, wie wir gleich vorweg nehmen wollen, weil wir erst bei der speciellen Betrachtung des Chemismus in den Geweben näher darauf eingehen können, nicht im Stande, N-haltige Verbindungen bis zu den letzten Endproducten zu zersetzen und zu oxydiren, also z. B. Eiweissstoffe in N, CO_2, H_2O und SO_3 zu spalten und zu oxydiren, es entstehen vielmehr eigenthümliche feste, aber im Blutplasma lösliche Stickstoffverbindungen, welche als solche für den Organismus unbrauchbar aus dem Körper eliminirt werden müssen. Die vorzüglichste Abzugsquelle für diese nicht mehr brauchbaren Stickstoffverbindungen bildet der Harn; eine geringere Bedeutung kommt in dieser Hinsicht dem Schweiss zu. Functioniren infolge krankhafter Processe diese Ausscheidungsorgane ungenügend, so treten binnen Kurzem schwere Störungen auf, die bei einer gewissen Höhe der Leistungsunfähigkeit jener Organe infolge von Zurückhaltung der Auswurfsstoffe, insbesondere der N-haltigen, im Blut das Leben ernstlich zu gefährden, ja sogar zu zerstören im Stande sind.

Der Harn.

Von allen thierischen Flüssigkeiten ist das Excret der Nieren, der Harn, am genauesten untersucht. Es entspricht dies der Bedeutung, welche der Kenntniss des Harns für das physiologische Verständniss der Umsetzungen und Ausscheidungen aus dem Thierkörper zukommt.

Durch den Harn werden aus dem Körper herausgeschafft, einmal die Ueberschüsse des dem Organismus zugeführten Wassers und der anorganischen Salze, ferner die Umsatzproducte der Gewebsbestandtheile und zwar in erster Linie der stickstoffhaltigen, für welche, da sie nicht in Gasform auftreten, eine Ausscheidung durch die Lungen- oder Hautausdünstung nicht möglich ist, endlich gelegentlich dem Körper einverleibte und ins Blut resorbirte heterogene Stoffe, sei es, dass diese verändert worden sind oder nicht. Es stellen demnach die Nieren gewissermassen einen Blutreinigungsapparat vor.

Gelegentlich der chemischen Zusammensetzung des Blutserum (S. 13) ist bereits angeführt worden, dass die Art der Ernährung in erster Linie auf den Gehalt des Blutes an Alkalien influirt. Bei vegetabilischer Ernährung (bei Pflanzenfressern) ist das Blut stärker alkalisch und enthält eine grössere Menge von Natriumcarbonat, als bei animalischer Nahrung (bei Fleischfressern), während bei dieser wiederum der Gehalt des Blutes an Phosphaten höher ist, als bei jener. Wir begreifen daher, dass entsprechend der verschiedenen Zusammensetzung des Blutserum bei verschiedener Ernährung auch der Harn qualitative und quantitative Verschiedenheiten darbieten wird. In der That zeigt der Harn der Carnivoren eine ganz andere Beschaffenheit, als der der Herbivoren. Die auffallendsten Differenzen in den Eigenschaften beider sind folgende. Der Harn der Carnivoren ist klar, reagirt sauer, ist meist ziemlich concentrirt, reich an Harnstoff und Phosphaten und enthält Harnsäure. Dagegen ist der Harn der Herbivoren von alkalischer Reaction, reich an Carbonaten, sodass er meist auf Zusatz von Säure aufbraust, sehr arm an Phosphaten, besitzt einen hohen Gehalt an Hippursäure, dafür an Harnstoff weniger als der Carnivorenharn. Dass diese Verschiedenheiten ausschliesslich von der Art der Ernährung abhängen, ergibt sich auf's Schlagendste daraus, dass es einzig und allein durch Abänderung des Ernährungsmodus einen Herbivoren in einen Carnivoren zu verwandeln gelingt. Lässt man den Herbivoren hungern, sodass er gezwungen wird, gewissermassen von seinem eigenen Körper zu zehren, auf Kosten seiner Körpersubstanz zu leben, so ist er in einen Carnivoren verwandelt: sein Harn zeigt alle Charaktere eines Carnivorenharns. Umgekehrt schlägt die Beschaffenheit des Carnivorenharns in die eines Herbivoren um, sobald man einem Carnivoren statt der Fleischkost ausschliesslich vegetabilische Nahrung gibt. Der Harn der Omnivoren steht gewissermassen in der Mitte zwischen dem der Carni- und der Herbivoren. Führt der Omnivore mehr animalische

Nahrung ein, wie der Mensch, so nähert sich sein Harn mehr dem der Carnivoren, führt er mehr vegetabilische Nahrung ein, wie das Schwein, so nähert sich sein Harn mehr dem der Herbivoren, wird neutral bis alkalisch, ist aber dabei meist klar.

Ein fernerer fundamentaler Unterschied ist gegeben durch die Grösse der mit dem Harn ausgeschiedenen Wassermengen im Verhältniss zu der durch die Athmung (Lungen- und Hautausdünstung) in Gasform verausgabten. Von dem durch den Harn und durch die Athmung fortgehenden Wasser kommen beim

Carnivoren (Hund)	70 pCt.	auf den Harn,	30 pCt.	auf die Athmung
Omnivoren (Mensch)	60 „	„ „	40 „	„ „
Herbivoren (Pferd)	30 „	„ „	70 „	„ „

Es ist demnach der Harn der relativ bedeutendste Ausscheidungsweg für den Wasserüberschuss des Organismus beim Carnivoren, während umgekehrt beim Herbivoren nur wenig Wasser mit dem Harn herausgeht, die bei weitem grösste Menge, nahezu die $2^1/_2$fache von der des Harns durch die Athmung eliminirt wird; der Mensch steht zwischen beiden so ziemlich in der Mitte, nur dass er sich mehr den Carnivoren nähert, als den Herbivoren. Die genaueren Daten dafür sollen bei der Bilanz des Stoffwechsels beigebracht werden.

Es empfiehlt sich daher, den Harn des Menschen, des Hundes und des Pferdes als der Vertreter der drei Hauptgattungen gesondert zu behandeln und etwaige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten des Harns der übrigen Säugethiere gelegentlich einzufügen.

Der normale Harn des Menschen ist, frisch entleert, klar, von hellgelber bis gelbrother Farbe, von schwach, aber deutlich saurer Reaction, einem bitterlich salzigen Geschmack und einem eigenthümlichen, fleischbrühartigen Geruch, der in der Kälte verschwindet, jedoch beim Erwärmen wiederkehrt. Sein spec. Gewicht schwankt zwischen 1,005 und 1,030 und beträgt im Mittel 1,015. Ein erwachsener Mensch scheidet bei Zuführung einer für die Bedürfnisse des Körpers ausreichenden Nahrung und Getränks in 24 Stunden 1500—1700 Ccm. mit einem spec. Gewicht von 1,020 resp. 1,017 aus. Die Temperatur des Harns ist die des kleinen Beckens, rund 39° C. Nach einigem Stehen setzt sich aus dem klaren Harn eine schwache Trübung in Form eines Wölkchens (nubecula) ab, welches aus den abgestossenen und mit dem Harn ausgespülten Epithelzellen der Harnwege, insbesondere den grossen Plattenepithelien der Blase und aus vereinzelten Schleimkörperchen (Lymphkörperchen) besteht. An Wasser enthält der Harn 96—97 pCt., es sind also 3—4 pCt. feste Stoffe im Harn gelöst. Im Durchschnitt entleert ein erwachsener Mensch pro Tag mit dem Harn 60 Grm. fester Stoffe, von denen etwa $^2/_3$ organischer und $^1/_3$ anorganischer Natur sind. Von organischen Stoffen finden sich darin überwiegend Harnstoff, demnächst Harnsäure, ferner Kreatinin, ein wenig Hippursäure, Xanthin, Hypoxanthin, Harnfarbstoffe und endlich Phenol und Indigo, beide mit Schwefelsäure gepaart. Eiweiss findet sich im normalen Harn nicht vor. Von anorganischen Salzen

enthält der Harn: vorherrschend Chlor in Verbindung mit Natrium, weniger mit Kalium, sodann Schwefelsäure in Verbindung mit Kalium, Phosphorsäure gebunden an Kalium in Form des Monokaliumphosphat KH_2PO_4 (saures phosphorsaures Kalium) und ferner gebunden an Calcium und Magnesium; endlich Ammoniaksalze und Spuren von Eisen. Von Gasen finden sich: Spuren von Sauerstoff und Stickstoff sowie nach Pflueger bis zu 14 Volumproc. auspumpbarer Kohlensäure.

Der wichtigste organische Bestandtheil ist der Harnstoff, demnächst die Harnsäure.

Der Harnstoff CH_4N_2O oder Carbamid ist das Biamid der Kohlensäure $CO{<}^{NH_2}_{NH_2}$, er besteht beinahe zur Hälfte (46,7 pCt.) aus Stickstoff. Er krystallisirt in weissen, vierseitigen Prismen, bei gestörter oder zu rascher Krystallisation in feinen Nadeln. In Wasser und Alcohol ist er leicht, in Aether kaum löslich, schmeckt bitterlich kühlend, wie Salpeter und ist ziemlich hygroskopisch. Die wässrige Lösung reagirt neutral. Beim Erwärmen trocknen Harnstoffs über 100° schmilzt er zunächst und zersetzt sich weiter unter Bildung von Ammoniak. Starke Mineralsäuren und Alkalien verwandeln beim Erhitzen den Harnstoff, unter Aufnahme der Elemente des Wassers, in Ammoniumcarbonat: $CH_4N_2O + 2\,H_2O = (NH_4)_2CO_3$. Hierauf gründet sich die Methode von Heintz und Ragsky (Erhitzen des Harnstoffs mit conc. Schwefelsäure) und die von Bunsen (Erhitzen mit Baryumhydrat) zur quantitativen Harnstoffbestimmung; bei jener wird aus der Quantität des gebildeten Ammoniak, bei dieser aus der der gebildeten Kohlensäure die Menge des Harnstoffs berechnet. Dieselbe Umsetzung geht langsam schon in einer wässrigen Harnstofflösung vor sich, wenn sie lange Zeit gekocht wird, sicher und vollständig, wenn man wässrige Harnstofflösung im zugeschmolzenen Glasrohr auf 180—200° C. 4—6 Stunden lang erhitzt. Dieselbe Zersetzung erleidet der Harnstoff ferner bei längerem Stehen des Harns infolge von Fäulniss oder beim Blasenkatarrh schon in der Blase unter dem Einfluss des Blasenschleims (aus dem Musculus ein lösliches Ferment isolirt hat). Unterbromigsaures Natron zersetzt den Harnstoff in Stickstoff, Kohlensäure und Wasser ($CON_2H_4 + 3\,NaBrO = CO_2 + N_2 + 2\,H_2O + 3\,NaBr$); auf der Messung des so entbundenen Stickstoffgases beruht die Knop-Hüfner'sche Methode der Harnstoffbestimmung. Wenngleich seine wässrige Lösung neutral reagirt, so verbindet sich doch der Harnstoff als Basis mit Säuren (Salpetersäure, Oxalsäure; beide Verbindungen sind in Salpetersäure bez. Oxalsäure unlöslich, werden daher durch conc. Salpeter- bez. Oxalsäure aus nicht zu verdünnten Harnstofflösungen krystallinisch ausgefällt), als Säure mit Basen (Quecksilberoxyd) und endlich mit Salzen (salpetersaures Quecksilberoxyd, Kochsalz). Auf der Ausfällung von 2 Mol. Harnstoff durch 4 Mol. salpetersaures Quecksilberoxyd beruht die von Liebig angegebene Methode der Harnstoffbestimmung im Harn: im Niederschlag $(CON_2H_4)_2\,Hg(NO_3)_2 + 3\,HgO$ besteht zwischen Harnstoff und Quecksilberoxyd ein constantes Verhältniss von 10 : 72. Die im Harnstoff vorkommen H-Atome können durch Radicale (Methyl, Aethyl etc.) ersetzt werden; es entstehen so die substituirten Harnstoffe z. B. $CON_2H_3 . C_2H_5$ Aethylharnstoff.

Der Harnstoff ist der erste synthetisch aufgebaute organische Körper. Wöhler zeigte 1828, dass man Ammoniumcyanat $(NH_4)CNO$, welches

durch Erhitzen von Ferrocyankalium mit Braunstein und Zersetzen des gebildeten Kaliumcyanat mittels Ammoniumsulfat darstellbar ist, durch einfaches Erhitzen in Harnstoff überführen kann: $(NH_4)CNO = CO < \begin{matrix} NH_2 \\ NH_2 \end{matrix}$. Seitdem sind noch andere Methoden der synthetischen Darstellung des Harnstoffs bekannt geworden.

Der Harnstoff ist das Endproduct der Zersetzung der Eiweissstoffe im Thierkörper, er ist diejenige Verbindung, der im Verhältniss zu ihrem N-Gehalt der geringste C-Gehalt zukommt (Eiweissstoffe enthalten 1 Atom N auf 4 Atome C, Harnstoff 1 Atom N auf $^1/_2$ Atom C), daher die Grösse seiner Ausscheidung ein Maass für den Umfang der Eiweisszersetzung im Thierkörper abgibt. Bei reichlicher Eiweisszufuhr in den Darm steigt die Menge des entleerten Harnstoffs an, um bei Herabsetzung der Eiweissmenge in der Kost wieder zu fallen. Bei vollständiger Inanition sinkt die Harnstoffausscheidung schon nach einigen Tagen auf eine geringe Grösse, beim Menschen etwa 6—9 Grm. per Tag, auf der sie sich bis kurz vor dem Hungertod constant erhält. Bei Betrachtung des Allgemeinen Stoffwechsels sowie der chemischen Zersetzungsprocesse in den Geweben soll auf die Frage der Eiweisszersetzung und der hierbei auftretenden Vor- resp. Zwischenstufen zwischen Eiweiss und Harnstoff näher eingegangen werden. Nach v. Schröder ist die Leber als Bildungsstätte des Harnstoffs anzusehen (S. 199). Ein erwachsener Mensch scheidet bei mittlerer Kost in 24 Stunden etwa 35 Grm. Harnstoff, also rund 0.5 Grm. Harnstoff pro Körperkgrm. aus. Die Harnstoffausscheidung zeigt ebenso wie die Puls-, Athemfrequenz etc. eine tägliche Periode, welche von der Nahrungsaufnahme und der für kürzere oder längere Zeit danach gesteigerten Eiweisszersetzung abhängt. Sie sinkt von Morgens 9 Uhr bis Mittags 1 Uhr, steigt dann nach eingenommener Hauptmahlzeit schon in der darauf folgenden Stunde, um 4 Stunden nach der Mahlzeit ihr Maximum zu erreichen (3 Grm. Harnstoff per Stunde), fällt in den nächsten 2 Stunden bis gegen Einnahme der Abendmahlzeit und steigt danach wieder ein wenig an.

In viel geringerer Menge als der Harnstoff, aber nächst ihm die wesentlichste organische Verbindung stellt im Menschenharn die Harnsäure vor.

Die reine Harnsäure $C_5H_4N_4O_3$ bildet ein weisses krystallinisches Pulver. In Wasser ist sie nur wenig löslich (1 Th. in 14000 Th. kalten oder 1800 Th. warmen Wassers), unlöslich in Alcohol und Aether. In kohlensauren und phosphorsauren Alkalien löst sie sich, indem sie den Salzen einen Theil ihrer Basis entziehend saures harnsaures Salz bildet:

$$\underset{\text{Harnsäure}}{C_5H_4N_4O_3} + \underset{\text{Dinatriumphosphat}}{Na_2HPO_4} = \underset{\text{saures harns. Natron}}{C_5H_3NaN_4O_3} + \underset{\text{Mononatriumphosphat}}{NaH_2PO_4}$$

Auf Zusatz von Aetzalkalien entstehen neutrale harnsaure Salze. Aus diesen Lösungen fällt die Harnsäure auf Zusatz hinreichender Menge von stärkerer Säure (auch Essigsäure) wieder aus. Auf Harnsäure gibt es eine ausserordentlich scharfe Reaction, die Murexidprobe. Befeuchtet man auf einem Porcellandeckel eine Spur

Harnsäure mit einigen Tropfen Salpetersäure und erwärmt diese Mischung, so löst sich die Harnsäure unter Zersetzung und Gasentwickelung (N und CO_2); dampft man dann vorsichtig zur Trockne ab, so bleibt ein gelbröthlicher Rückstand, der auf Zusatz einer Spur Ammoniak sich prachtvoll purpurroth färbt (purpursaures Ammoniak, Murexid), auf Zusatz von Kali- oder Natronlauge eine schöne tiefblaue Färbung annimmt. Zum Nachweis der wenn auch nur spurweise vorhandenen, möglichst rein dargestellten Harnsäure benutzt man diese Reaction.

Die sauren harnsauren Salze sind in kaltem Wasser ausserordentlich schwer (1 : 1100), in heissem Wasser leichter löslich (1 : 125), daher sie in warmem Wasser gelöst beim Erkalten der Lösung grösstentheils ausfallen. Für die Entstehung von harnsauren Niederschlägen, sog. Sedimenten im erkaltenden, sauer reagirenden Harn ist diese Thatsache von Bedeutung.

Die Harnsäure ist ein steter Bestandtheil des Harns der Menschen und der meisten Carnivoren; im Harn der Herbivoren kommt sie nur so lange in erheblicher Menge vor, als diese Thiere Carnivoren sind d. h. gesäugt werden; sonst nur in Spuren. Sie findet sich ferner reichlich im Harn der Vögel (Guano) und in den Excrementen der Schlangen: bei den Reptilien und Vögeln vertritt Harnsäure die Stelle des Harnstoffs. Ein erwachsener Mensch entleert bei mittlerer Kost in 24 Stunden 0,6—0,9 Grm. Harnsäure, also etwa nur $^1/_{50}$ von der Menge des ausgeschiedenen Harnstoffs.

An die Harnsäure $C_5H_4N_4O_3$ schliessen sich ihrer Zusammensetzung nach an:

Xanthin $C_5H_4N_4O_2$

Hypoxanthin $C_5H_4N_4O$.

Schon daraus ergibt sich die Möglichkeit, dass Hypoxanthin und Xanthin vielleicht die Vorstufen der Harnsäure bilden, in welch' letztere jene Körper durch Oxydation übergeführt werden können. Beide Körper finden sich im Harn so spärlich, dass erst aus 300 Liter Menschenharn sich 1 Grm. Xanthin darstellen lässt. Das Xanthin bildet ein weisses Pulver, das in kaltem Wasser wenig, in kochendem Wasser etwas mehr löslich ist. Das Hypoxanthin bildet farblose Krystallnadeln, welche in kaltem Wasser sehr schwer, in kochendem leichter, in Alcohol nicht löslich sind; durch conc. Salpetersäure wird es in Xanthin verwandelt. Beide finden sich auch im Muskel und in der Milz.

Einen constanten Bestandtheil des Harns bildet das Kreatinin. Ein grosser Theil desselben stammt von dem Kreatingehalt des Fleisches, ein anderer Theil aus dem zersetzten Eiweiss. An Kreatinin scheidet ein erwachsener Mensch pro Tag etwa 1 Grm. aus.

Das Kreatinin $C_4H_7N_3O$ unterscheidet sich von dem Kreatin $C_4H_9N_3O_2$ + H_2O, einem Hauptbestandtheil des Muskelsaftes, durch einen Mindergehalt von 2 H_2O. Kreatin geht beim Erhitzen mit Säuren, ja schon durch längeres Kochen seiner wässrigen Lösung in Kreatinin über; unzweifelhaft stammt das Kreatinin des Harns zum grössten Theil von dem Kreatin der Muskeln. Das Kreatinin, farblose glänzende rhombische Säulen und Plättchen, leicht in Wasser und schwer in Alcohol löslich, reagirt schwach alkalisch, verhält sich auch wie ein Alkali und

gibt mit Säuren krystallisirende neutrale Salze, ebenso mit Chlorzink; letztere Verbindung, in kaltem Wasser schwer und in Alcohol fast unlöslich, dient zur Erkennung des Kreatinin.

Im Harn des Menschen findet sich ferner in geringer Menge ($^1/_4$ bis $^1/_2$ Grm. pro Tag) eine andere N-haltige Säure, die Hippursäure $C_9H_9NO_3$; bei vegetabilischer Kost nimmt die Ausscheidung von Hippursäure erheblich zu. Bei der Bedeutung, die diesem Körper als wesentlichen und reichlichen Bestandtheil des Herbivorenharns zukommt, soll er erst beim Harn der Pflanzenfresser besprochen werden (S. 211).

Von organischen N-freien Bestandtheilen des Harns verdient noch die Oxalsäure $C_2H_2O_4$ Erwähnung, welche an Kalk gebunden als Calciumoxalat sich findet, und zwar in Lösung gehalten durch das saure phosphorsaure Kali des Harns. Sobald der Harn nur sehr schwach sauer oder neutral wird, fällt das Calciumoxalat in Form meist nur mikroskopisch erkennbarer, kleiner glänzender Quadratoctaëder, welche mit „Briefcouverts“ Aehnlichkeit haben, aus. Geschieht dies schon in den Nieren oder abführenden Harnwegen, so entstehen leicht Concremente, welche die sog. Maulbeersteine bilden. In 24 Stunden werden etwa 20 Mgrm. Oxalsäure mit dem Harn entleert.

Wir kommen jetzt zu einer Reihe von Körpern, die man als die aromatischen Substanzen des Harns bezeichnet: Phenol, Kresol, Indol. Diese drei Substanzen sind uns schon als Producte der durch das Pancreas eingeleiteten oder wenigstens begünstigten Eiweissfäulniss im Darm bekannt (S. 157). Vom Darm aus treten sie in das Blut über und werden durch den Harn als mit Schwefelsäure gepaarte Verbindungen (sog. aromatische Aetherschwefelsäuren) ausgeschieden.

Phenylschwefelsaures Kalium $C_6H_5O.OK.SO_2$ (früher phenolbildende Substanz genannt) und indoxylschwefelsaures Kalium $C_8H_6NO.KO.SO_2$ (früher als Indican bezeichnet) krystallisiren beide in weissen Tafeln und Blättchen, beide in Wasser leicht löslich, ersteres in absolutem Alkohol fast unlöslich, letzteres schwer löslich. Durch Mineralsäuren sowie durch Fäulniss werden sie unter Wasseraufnahme gespalten und geben saures schwefelsaures Kali $KHSO_4$ und Phenol C_6H_6O resp. Indoxyl $C_8H_6N.OH$, das unter Aufnahme von O in Indigo $C_{16}H_{10}N_2O_2$ übergeht. Bei vorwiegend animalischer Diät werden nach J. Munk im Mittel 35 Mgrm. Phenol mit dem Harn in 24 Stunden ausgeschieden; an Indigo nach Jaffé 10—12 Mgrm. Tritt eine Stagnation des Darminhaltes ein, sodass die Contenta in grösserem Umfang der Fäulniss anheimfallen, so nimmt entsprechend der reichlicheren Bildung von Indol, Phenol, Kresol auch die Ausscheidung dieser Körper durch den Harn an Menge beträchtlich zu, ebenso wenn Indol oder Phenol in den Körper eingeführt wird.

Zum Nachweis des Phenol resp. Kresol destillirt man den Harn mit Schwefelsäure und fällt das Destillat mit Bromwasser bis zur bleibenden leichten Gelbfärbung (S. 157) aus.

Zum Nachweis des Indican versetzt man nach Jaffé eine Harnprobe mit dem gleichen Vol. reiner Salzsäure; dadurch wird das Indoxyl abgespalten und dieses durch eine Spur einer oxydirenden Substanz, tropfenweisen Zusatz von

Chlorkalklösung, in Indigo übergeführt. Ist der Gehalt an Indigo einigermassen erheblich, so setzt sich aus der blauen Flüssigkeit das Indigo in feinsten Körnchen langsam ab, anderenfalls nimmt die Mischung nur eine grünliche bis leichtblaue Färbung von wechselnder Stärke an.

Die Harnfarbstoffe sind bis auf das Urobilin, durch dessen Gegenwart das gelbliche oder gelbröthliche Aussehen des Harns bedingt ist, noch unbekannt

Das Urobilin lässt sich auch durch Behandlung der Galle mit Salzsäure gewinnen und findet sich ausser im Harn noch im Koth (S. 160). Wo es reichlicher vorkommt, ist die Fluorescenz seiner ammoniakalischen Lösung für sich oder nach Zusatz einiger Tropfen Chlorzinklösung für seine Gegenwart charakteristisch. Da es durch Einwirkung von Reductionsmitteln (Natriumamalgam) auf Bilirubin oder Haematin entsteht, so ist nicht wohl zu bezweifeln, dass das vom Blutfarbstoff abstammende Bilirubin (S. 145) der in den Darm ergossenen Galle, soweit es nicht als solches wieder resorbirt wird, durch den infolge der Fäulnissprocesse im Darmcanal gebildeten freien Wasserstoff (S. 160) zu Urobilin reducirt wird und dieses zum Theil mit dem Koth austritt, zum anderen Theil vom Darm in's Blut übertretend durch den Harn zur Ausscheidung gelangt.

Zuweilen sieht man an der Oberfläche des Harns, wenn er längere Zeit steht, ein blaues schillerndes Häutchen. Dieses besteht aus Indigblau, das durch die fäulnissartige Zersetzung des Indican abgespalten ist. Manchmal finden sich auch rothe Farbstoffe im Harn, welche Indigroth sind, das bei der Zersetzung des Indican neben Indigblau entsteht.

Endlich ist im Harn eine Spur eines nach Art von Zucker reducirenden Stoffes (Glykuronsäure), sowie etwas Rhodankalium (S. 114).

Die anorganischen Salze des Harns betragen etwa ein Drittheil der gesammten festen Stoffe. Da die Nieren einen Blutreinigungsapparat vorstellen, welcher das Blutserum auf seinem Bestand an den nothwendigen Salzen zu erhalten und aller überschüssig eingeführten Salze zu entledigen bestimmt ist, wird je nach der Qualität und Quantität der mit der Nahrung eingeführten Aschebestandtheile auch die Zusammensetzung der anorganischen Salze des Harns variiren. Davon abgesehen und eine Durchschnittskost vorausgesetzt, wie sie dem physiologischen Bedürfniss entspricht, finden sich im Harn constant Chloralkalien, Alkali- und Erdphosphate, Alkalisulfate; ferner Ammoniaksalze und Spuren von Eisen.

Den hauptsächlichsten Mineralbestandtheil bildet, wie im Blutserum, das Chlornatrium, demnächst das Chlorkalium. Das Vorkommen des letzteren wird daraus erschlossen, dass man mehr Chlor im Harn findet, als durch das darin enthaltene Natrium gesättigt werden kann. Im Mittel werden vom erwachsenen Menschen 11—15 Grm. NaCl entleert. Die Nieren sind gewissermassen Regulatoren für den NaCl-Gehalt des Blutes; sie lassen diesen nicht über eine gewisse Grenze steigen und umgekehrt nicht leicht unter eine gewisse untere Grenze (0.6 pCt. NaCl) sinken, die für die Erhaltung des normalen Zustandes der Gewebe erforderlich ist. Wird Kochsalz

sehr reichlich genossen, so werden auch reichlicher Chloride mit dem Harn ausgeschieden, umgekehrt nimmt beim Kochsalzhunger die Chlorentleerung durch den Harn schon am zweiten Tage ab, hält sich aber bis zum Tode auf einem sehr niedrigen Stand. Führt man nach NaCl-Hunger wieder Kochsalz zu, so wird so lange weniger an NaCl ausgeschieden, als eingeführt worden ist, bis das Blut und die Gewebe durch Retention eines Antheils vom genossenen NaCl auf ihren normalen NaCl-Gehalt gelangt sind.

Der constante beträchtliche Gehalt des Harns an Phosphorsäure führte zur Entdeckung des Phosphors durch Brand (1669). Die Phosphorsäure, die pro Tag zu etwa 3 Grm. entleert wird, ist zum grösseren Theil an Kalium, zum kleineren an Calcium und Magnesium gebunden, und zwar an Kalium in Form des Monokaliumphosphat oder sauren phosphorsauren Kali KH_2PO_4. Die Entstehung dieser Verbindung ist auf die oben (S. 205) erwähnte Eigenschaft der Harnsäure zurückzuführen, neutralen Phosphaten einen Theil ihrer Basis zu entziehen, sodass saure harnsaure Salze neben sauren phosphorsauren Alkalien entstehen. Der andere Theil der Phosphorsäure kommt als Calcium- und Magnesiumphosphat $CaHPO_4$, $MgHPO_4$ vor und wird im Harn durch das saure phosphorsaure Kali in Lösung gehalten, fällt daher aus, sobald der Harn alkalisch wird. Im Allgemeinen betragen die Erdphosphate etwa $^1/_3$, die Alkaliphosphate $^2/_3$ der Gesammtmenge. Die Phosphate des Harns stammen von den Phosphaten der Nahrungsmittel sowie der Gewebe, bei deren Zersetzung sie frei werdend in's Blut und damit in den Harn übertreten.

Die Sulfate des Harns entstammen dem Schwefel des zersetzten Eiweiss. Da die Endproducte des letzteren: Harnstoff, Harnsäure etc. schwefelfrei sind, so müssen bei dem Eiweisszerfall die Schwefelatome vom Eiweissmolecül abgespalten werden. Dieser Schwefel unterliegt der Oxydation zu Schwefelsäure, welche an Alkalien, und zwar beim Carnivoren und beim Menschen an Ammoniak, bei Herbivoren an Natron oder Kali (z. Th. an aromatische Substanzen [S. 207]) gebunden mit dem Harn austritt, sodass das Blut immer nur Spuren von Sulfaten enthält. Im Einklang damit steht die Thatsache, dass die Ausscheidung des Schwefels durch den Harn mit der des Stickstoffs (Harnstoff) annähernd gleichen Schritt hält, beide stets in einem bestimmten Verhältniss stehen etwa wie 1 : 16—18. Im Durchschnitt entleert ein erwachsener Mensch pro Tag etwa 2 Grm. conc. Schwefelsäure.

An Basen finden sich im Harn Natrium und Kalium, ersteres von der Nahrung bezw. dem Blutserum, letzteres vom Zerfall der Blutkörperchen und von den Umsetzungen in den Geweben, insbesondere den Muskeln und aus der Nahrung stammend. Bei vorwiegender Fleischnahrung werden in 24 Stunden 5 Grm. Natron und 3 Grm. Kali mit dem Harn ausgeschieden. Jeder Harn enthält, frisch entleert, bereits Ammoniaksalze, deren Menge nach Salkowski und J. Munk mit der Reaction des Harns auf- und abschwankt; im neutralen Harn finden sich weniger Ammoniaksalze als im sauren, am wenigsten im alkali-

schen Harn. Im Mittel werden $^3/_4$ Grm. Ammoniak pro Tag mit dem Harn entleert. Calcium und Magnesium enthält der Harn constant in Form von Phosphaten, sog. Erdphosphate, und zwar etwa 0.3 bis 0.4 Grm. CaO und 0,4—0,5 Grm. MgO, an $CaHPO_4$ und $MgHPO_4$ zusammen im 24stündigen Harn etwa 1 Grm. Ausser als Phosphat wird etwas Kalk noch in Form des Calciumoxalat mit dem Harn entleert (S. 207). Die tägliche Ausscheidung von Eisen beträgt etwa 12 Mgrm.

Die saure Reaction des Menschenharns ist unter normalen Verhältnissen nicht durch eine freie Säure, sondern durch saure Salze, namentlich saures phosphorsaures Kali bedingt; die bei dem Eiweisszerfall entstehende Harnsäure theilt sich mit den Alkaliphosphaten in die Basis, es bildet sich so saures harnsaures Kali und saures phosphorsaures Kali (S. 205).

Der Harn des Affen, von J. Munk untersucht, ist bei gemischter Kost (Milch und Vegetabilien) klar, meist neutral, enthält frisch entleert nur Spuren von kohlensauren Alkalien und braust daher mit Säuren nicht auf. Er ist meist dünner als der Menschenharn (spec. Gewicht 1,007—1,015), enthält 1—2 pCt. Harnstoff, wenig Harnsäure und 0,3 pCt. Chlornatrium. Die Schwefelsäureausscheidung steht zu der des Harnstickstoffs etwa in demselben Verhältniss wie im Menschenharn. Es findet sich ferner darin etwas Phenol und eine Spur Indican.

Der Harn des Schweines (spec. Gewicht 1,010—1,015) ist ebenfalls klar, je nach der Art der Fütterung bald sauer, bald neutral, bald alkalisch, und enthält in letzterem Falle nicht selten doppeltkohlensaure Erden, daher er sich beim Kochen trübt, indem die doppeltkohlensauren Erden unter Entbindung von CO_2 in einfach kohlensaure übergehen und damit die Erdcarbonate und -Phosphate ihre Löslichkeit einbüssen. An Harnstoff ist der Harn reich, auch enthält er nach Salomon etwas Harnsäure, Xanthin und Guanin.

Guanin $C_5H_5N_5O$, zu den Xanthinkörpern (S. 206) gehörend, bildet ein weisses Pulver, unlöslich in Wasser, Alcohol, Aether, verbindet sich mit Säuren, Basen und Salzen, gibt beim Behandeln mit Salpetersäure ein Nitroproduct und Xanthin. Guanin findet sich auch im Pancreas und in der Lunge; pathologisch nach Virchow in Muskeln, Bändern und Gelenken bei der sog. Guaningicht der Schweine.

Bei rein vegetabilischer Kost nimmt der Harn der Omnivoren alle Eigenschaften des Harns von Herbivoren an; er wird trübe, alkalisch, enthält Carbonate und Hippursäure, während die Phosphate und die Harnsäure mehr und mehr abnehmen.

Der Harn der Carnivoren kommt dem des Menschen am nächsten. Er ist, frisch entleert, klar, gelb bis gelbbraun, von stark saurer Reaction, enthält viel Harnstoff und wenig Harnsäure.

Der Harn des Hundes ist in der Regel von gesättigt gelber bis brauner Farbe und viel concentrirter als der des Menschen (sein spec. Gewicht = 1,025—1.055), daher er schon bei mässigem Eingengen auf dem Wasserbade zu einem krystallinischen Brei erstarrt, in dem zolllange Krystalle von Harnstoff sich besonders bemerkbar

machen. Er enthält meist 4—6 pCt., zuweilen 8—10 pCt. an Harnstoff (durch Zusatz starker Salpetersäure kann daher der Harnstoff als salpetersaurer Harnstoff direct ausgefällt werden [S. 204]). Bei Fleischfütterung findet sich darin nur wenig Harnsäure, die bei Brodfütterung ganz zu fehlen scheint, dagegen kommt im Hundeharn oft eine andere N-haltige eigenthümliche Säure vor, welche die Harnsäure gleichsam vertritt, die Kynurensäure. Phenolbildende Substanz enthält der Hundeharn bei ausschliesslicher Fleischkost nicht, regelmässig aber nach J. Munk der Katzenharn, ferner Indican und Kreatinin. Er ist reich an Sulfaten, weniger an Chloriden, und dies hängt damit zusammen, dass mit dem Fleisch verhältnissmässig nur wenig Chloride eingeführt werden.

Die Kynurensäure $C_{10}H_7NO_3 + H_2O$, vierseitige durchsichtige Krystalle, in kaltem Wasser fast unlöslich, in heissem Wasser schwer, in heissem Alcohol ziemlich löslich. Bei 255° gibt die Säure ein basisches Zersetzungsproduct, das Kynurin C_9H_7NO. Beim Hunger fanden Voit und Riederer am wenigsten, bei reichlicher Fleischnahrung am meisten Kynurensäure. Bald tritt die Säure neben Harnsäure, bald an Stelle der letzteren auf.

Der Harn der Katzen, im Allgemeinen dem Hundeharn ähnlich, nur durch einen eigenthümlichen lauchartigen Geruch sich auszeichnend, enthält einen schwefelhaltigen Körper, der auf unterschweflige Säure resp. deren Salze zurückzuführen ist: auf Zusatz von starken Säuren zum Harn scheidet sich Schwefel (ohne Entwicklung von Schwefelwasserstoff) aus und beim Erwärmen gibt sich der Geruch nach schwefliger Säure zu erkennen, die sich auch im Destillate nachweisen lässt.

Der Harn der Herbivoren ist trübe, von schmutzig gelber bis gelbbrauner Farbe, in der Regel von alkalischer Reaction und einem eigenthümlichen unangenehmen Geruch. Er enthält Harnstoff und Hippursäure (Harnsäure nur in Spuren), meist beträchtliche Mengen von aromatischen Substanzen (Phenol, Kresol, Indoxyl an Schwefelsäure gebunden); viel Alkali- und Erdcarbonate, dagegen nur geringe Mengen von Phosphaten. Bei Grasfütterung geht Kieselsäure in den Harn über.

Der Harn der Pferde sei Gegenstand einer eingehenderen Betrachtung. Frisch gelassen ist er meist schon trübe, in der Regel von alkalischer Reaction und färbt sich beim Stehen an der Luft allmälig von der Oberfläche aus dunkel; er ist meist ziemlich concentrirt (spec. Gewicht 1,030—1,055 und darüber), eigenthümlich zähe und schleimig, sodass er beim Uebergiessen von einem Gefäss in's andere sich in langen Fäden zieht. Von seinen N-haltigen Bestandtheilen verdient nächst dem Harnstoff die Hippursäure besonderes Interesse. Auf dem Wasserbade eingeengt, scheidet der Pferdeharn oft Krystalle von hippursaurem Kalk aus.

Die Hippursäure $C_9H_9NO_3$ (mit 7,8 pCt. N), grosse weisse vierseitige Prismen oder langgestreckte Nadeln, ist in heissem Wasser und Alcohol leicht, in kaltem Wasser (600 Th.) und Aether nur schwer löslich. Sie schmilzt bei

186°; bei stärkerem Erhitzen zersetzt sie sich unter Entwicklung eines Geruchs nach Blausäure und Bittermandelöl (Benzonitril) und gibt ein Sublimat von Benzoesäure. Mit Säuren (Salzsäure, verd. Schwefelsäure) oder Aetzalkalien gekocht spaltet sich die Hippursäure unter Aufnahme von Wasser in Benzoesäure und Glycocoll:

$$\underset{\text{Hippursäure}}{C_9H_9NO_3} + \underset{\text{Wasser}}{H_2O} = \underset{\text{Benzoesäure}}{C_7H_6O_2} + \underset{\text{Glycocoll}}{C_2H_5NO_2}.$$

Dieselbe Spaltung erleidet die Hippursäure durch Fäulnissfermente z. B. bei der Zersetzung des Harns an der Luft. Faulender Pferdeharn enthält daher keine oder nur wenig Hippursäure und statt derselben Benzoesäure. Die hippursauren Salze der Alkalien und Erden sind krystallisirbar und in Wasser löslich; aus ihren Lösungen wird durch stärkere Säuren die Hippursäure ausgefällt. Hippursaures Eisen, in Wasser unlöslich, geht in heissen Alcohol über.

Die Hippursäure in Form der Natrium- und Calciumsalze ist nur im Harn gefunden worden und zwar reichlich im Harn der Herbivoren, sehr sparsam in dem der Omni- und Carnivoren. Am reichlichsten findet sie sich im Pferdeharn, hier zuweilen zu 2 pCt. und darüber und zwar meist in Form des Kalksalzes. Die Bildung dieser Säure ist in erster Linie von der Art der Nahrung abhängig. Wenig oder nur Spuren von Hippursäure enthält der Harn der Carni- und Omnivoren bei Fleischkost, reichlicher bei ausschliesslicher Pflanzenkost. Allein selbst bei Herbivoren ist nicht jede Pflanzennahrung für die Bildung der Hippursäure gleichwerthig. Rauhfutter (Stroh, Gras und Heu) liefert reichlich Hippursäure, während bei Ernährung mit enthülsten Getreidesamen, Mohrrüben, Runkelrüben und geschälten Kartoffeln nur wenig Hippursäure entsteht. Bei reichlicher Fütterung mit Wiesenheu ist bei Pferden eine Hippursäureausscheidung bis zu 50 Grm. pro Tag beobachtet worden, während sie bei vorherrschender Haferfütterung und mässiger Heugabe nur 15—20 Grm. beträgt. Auf die Art ihrer Bildung im Körper hat zuerst die Entdeckung Wöhler's (1824) ein Licht geworfen, nach der Benzoesäure und leicht in diese übergehende Stoffe (Bittermandelöl, Zimmtsäure) und Chinasäure, in den Körper eingeführt, in Form von Hippursäure mit dem Harn austreten; es muss also die Benzoesäure sich im Organismus mit Glycocoll paaren und unter Austritt der Elemente des Wassers Hippursäure bilden. In Gräsern und Futterkräutern scheint nun Chinasäure enthalten zu sein, die im Heu neuerdings direct nachgewiesen ist, in den Kaffeebohnen ist Chinasäure, in den Steinfrüchten (Preisselbeeren und Pflaumen) Benzoesäure gefunden worden, und wenn auch das Glycocoll frei als solches im Organismus nicht angetroffen wird, so findet es sich mit Cholalsäure gepaart in der Galle (S. 140). Man stellt sich nun vor, dass die mit der Galle in den Darm ergossene Glycocholsäure den in letzterem stattfindenden Fäulnissprocessen (S. 160) anheimfällt, welche zunächst zur Spaltung der Säure in Cholalsäure und Glycocoll führen. Das Glycocoll, vom Darm aus resorbirt, vereinigt sich weiterhin mit Körpern der Benzolreihe und tritt als Hippursäure mit dem Harn heraus Damit würde es stim-

men, dass in der Galle der Carnivoren die Glycocholsäure und in ihrem Harn die Hippursäure fast ganz fehlt. Nun findet sich aber auch beim Hunger und bei reiner Fleischnahrung ein wenig Hippursäure im Harn; ihre Entstehung ist nach Salkowski folgende: Bei der Fäulniss des Eiweiss im Darm tritt u. A. auch Phenylpropionsäure (S. 157) auf; diese wird resorbirt, im Körper zu Benzoesäure oxydirt und als Hippursäure ausgeschieden. Die Bildung der Hippursäure erfolgt bei Säugethieren fast ausschliesslich in der Niere (S. 223).

Im Pferdeharn sind die aromatischen Substanzen reichlich vertreten: Phenol, Kresol, Indoxyl, sämmtlich an Schwefelsäure gebunden, ferner Brenzcatechin theils frei theils als gepaarte Schwefelsäure darin vorkommend.

Brenzcatechin $C_6H_4(HO)_2$, das Dihydroxyl des Benzol, in Wasser, Alcohol und Aether leicht löslich, färbt sich in alkalischer Lösung unter lebhafter Absorption von Sauerstoff erst grün, dann braun, endlich schwarz und reducirt ammoniakalische Silberlösung schon in der Kälte fast augenblicklich zu metallischem Silber. Seine wässrige Lösung gibt selbst bei starker Verdünnung, mit 1 Tropfen Eisenchlorid versetzt, eine intensiv grüne Färbung, die bei Zusatz von Ammoniak schön violett wird.

Auf die Gegenwart von Brenzcatechin ist die Dunkelfärbung zurückzuführen, welche der alkalische Pferdeharn beim Stehen an der Luft zeigt, indem das durch die Fäulniss aus der Brenzcatechinschwefelsäure frei gewordene Brenzcatechin sich in dem alkalischen Harn unter Sauerstoffabsorption braun färbt. Auch das Auftreten des Brenzcatechin scheint mit der Pflanzennahrung im Zusammenhang zu stehen.

Bei Fütterung mit Hafer und Heu werden nach J. Munk und Tereg pro Tag etwa 3 Grm. Phenol (bez. Kresol), an Indigo 0,3 bis 0,5 Grm. mit dem Harn des Pferdes entleert.

Unter den anorganischen Salzen des Pferdeharns ist das Vorkommen von Erdcarbonaten bemerkenswerth. Kohlensaurer Kalk ist häufig in ausserordentlich fein vertheiltem Zustand darin suspendirt; zu einem Theil ist hierauf auch die eigenthümliche schleimig-zähe Beschaffenheit zurückzuführen, welche die meisten Pferdeharne darbieten, zum anderen Theil auf die gequollenen Epithelien der Harnwege und den nach Eber nachweisbaren Schleim. Abgesehen davon findet sich Kalk in Verbindung mit Hippursäure und nach Salkowski mit Schwefelsäure. Sulfate finden sich sowohl an Alkalien als an Kalk und an aromatische Körper (Phenol etc.) gebunden. Die Gesammtschwefelsäureausscheidung beträgt pro Tag nach Tereg rund 15 Grm., das Verhältniss zwischen dem ausgeschiedenen Schwefel und Stickstoff (bei Hafer- und Heufütterung) etwa 1 : 12. An NaCl scheidet das Pferd täglich im Mittel rund 25 Grm. aus. Nach Salkowski enthält der Pferdeharn an Kalk 3—4mal so viel als der Menschenharn.

Eine kurze Erörterung verdient noch der geringe Gehalt des Harns der Herbivoren an Phosphaten. Während bei den Carnivoren mehr als 90 pCt. der eingeführten Phosphorsäure im Harn wiedererscheint, enthält der Harn der Pflanzenfresser eine nur kleine

Menge davon, z. B. der Pferdeharn nur 0,01 pCt., die Hauptmässe derselben findet sich im Koth wieder (S. 162). Dass dieses Verhalten nur von der Nahrung abhängt, ergibt sich daraus, dass bei reiner Pflanzenkost auch der Harn des Menschen nur wenig Phosphate enthält. Wie Bertram durch Versuche an Ziegenböcken bewiesen hat, ist es der grosse Kalküberschuss im Pflanzenfutter, der die Abwesenheit oder das nur spurweise Vorkommen von Phosphorsäure im Herbivorenharn bedingt. Fügt man phosphorsaures Kali zum Futter hinzu, so steigt die Phosphorsäureausscheidung durch den Harn, während der Kalk daraus fast vollständig schwindet und auch die Magnesia sehr erheblich vermindert ist. Bei intensiver Körnerfütterung (Hafer, Roggen, Gerste) ist daher infolge des Gehaltes an phosphorsaurem Kali im Futter der Harn nicht selten neutral bis sauer und zeigt dann eine Vermehrung der Phosphate.

Ruhende Stallpferde scheiden bei 10—15 Liter Tränkwasser 3 bis 4 Liter Harn aus, bei sehr reichlicher Aufnahme von Tränkwasser steigt die tägliche Harnmenge auf 5, selten 6 Liter. Es sei hierbei daran erinnert, dass bei grossen Pflanzenfressern von dem resorbirten Wasser knapp $^1/_3$ mit dem Harn, mehr als $^2/_3$ auf dem Wege der Haut- und Lungenausdünstung den Körper verlassen (S. 203).

Vom Pferdeharn weicht in manchen Beziehungen der Rinderharn ab. Auch bei mässiger Tränkung ist letzterer minder concentrirt als der Pferdeharn, sein specifisches Gewicht beträgt 1,020 — 1,030. Erhalten milchende Kühe neben genügendem (eiweissreichen) Futter zum Zweck der Erzielung eines grösseren Milchertrages sehr reichlich Tränkwasser, so wird ihre Harnmenge sehr gross (täglich 20—25 Liter) und dem entsprechend der Harn minder concentrirt (spec. Gewicht 1,007—1,015); zugleich wird er klar oder nur wenig trübe, hellgelb mit einem Stich in's Grünliche. Bei eiweissreicher Nahrung überwiegt im Rinderharn der Harnstoff, bei eiweissarmem Futter die Hippursäure. Letztere wird, wie beim Pferd, um so reichlicher ausgeschieden, je mehr Rauhfutter verzehrt wird, sparsamer bei Fütterung mit Kartoffeln und Rüben. An aromatischen Substanzen fand J. Munk den Kuhharn bei weitem nicht so reich als den Pferdeharn; günstigsten Falles wird nur $^1/_3$ so viel Phenol ausgeschieden als beim Pferd.

Der Harn gefütterter Kälber stimmt in jeder Beziehung mit dem Rinderharn überein, nur dass er noch dünner ist; sein Wassergehalt kann bis 99 pCt. und darüber steigen. Sehr verschieden davon verhält sich der Harn noch gesäugter Kälber. Da diese von Milch, also von animalischer Nahrung leben, so hat ihr Harn alle Eigenschaften des Fleischfresserharns. Er ist klar, von saurer Reaction, enthält reichlich Phosphate; von organischen Substanzen: Harnstoff, Harnsäure, Kreatinin und endlich Allantoin, welch letzteres zum Theil den Harnstoff und die Harnsäure vertritt.

Allantoin $C_4H_6N_4O_3$, zuerst in der Allantoisflüssigkeit der Kühe nachgewiesen, krystallisirt in farblosen Prismen, ziemlich schwer löslich in kaltem Wasser, leichter in kochendem Wasser und in heissem Alcohol. Entsteht sehr reichlich bei der Oxydation von Harnsäure (z. B. durch Kaliumpermanganat). In geringer Menge findet es sich auch neben Harnsäure im Harn von Schwangeren und Neugeborenen, sowie häufig im Harn von Hunden und Katzen bei Fleischnahrung.

Dem Kuhharn kommt der Ziegenharn sehr nahe. Auch dieser ist bei Grasfütterung meist fast klar oder nur wenig trübe, hellgelb, von alkalischer Reaction und einem niedrigen spec. Gewicht (1,006—1,015). Die tägliche Harnausscheidung einer Ziege beträgt $^1/_3$—$^1/_2$ Liter.

Der Harn des Kaninchens ist trübe, lehmfarben, von alkalischer Reaction und unangenehmem Geruch. Er ist meist sehr concentrirt und hat eine schleimige Beschaffenheit, die wohl auch grossentheils auf fein vertheiltes Calciumcarbonat zurückzuführen ist; nicht selten enthält er, frisch entleert, ungelöstes Kalk- und Magnesiumphosphat. Mit Säuren braust er auf und ist, angesäuert, leichter filtrirbar.

Harnsedimente. Ueberlässt man frisch entleerten Harn sich selbst, so kühlt er ab, und es entstehen sog. Harnsedimente d. h. entweder setzen sich an und für sich darin ungelöste Stoffe, wie der kohlensaure (resp. phosphorsaure) Kalk im Herbivorenharn, nach kürzerer oder längerer Zeit ab, oder ursprünglich aufgelöste Stoffe büssen aus gleich zu erörternden Gründen ihre Löslichkeit ein und fallen aus. So fallen im sauren Harn aus: Harnsäure und harnsaure Salze; in Harnen, deren Reaction sich der neutralen nähert: oxalsaurer Kalk; im alkalischen Harn: phosphorsaurer Kalk, phosphorsaure Magnesia, meist auch etwas phosphorsaure Ammoniak-Magnesia; im Herbivorenharn auch kohlensaurer Kalk; im zersetzten ammoniakalischen Harn (neben kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk): reichlich phosphorsaure Ammoniak-Magnesia (und harnsaures Ammoniak). Ferner finden sich nicht selten im Bodensatz des Harns Schleimkörperchen und Epithelien der Harnwege.

Stark saurer Harn von gesättigter Färbung scheidet nach längerem Stehen fast immer Harnsäurekrystalle aus; dieselben sind meist dunkelgelb bis gelbbräunlich oder röthlich gefärbt, bilden zuweilen kleine Tafeln von rhombischem Aussehen, erscheinen aber auch in „Wetzsteinform“ und in „Fassform“. Solche Sedimente bilden sich durch die zersetzende Einwirkung des sauren phosphorsauren Kali auf die harnsauren Alkalien. Zunächst entsteht saures harnsaures Alkali und weiterhin Harnsäure neben secundärem Phosphat K_2HPO_4; je mehr saures Phosphat der Harn enthält oder je concentrirter er ist, desto eher erfolgt die Ausscheidung. Geschieht dies schon in den Harnwegen, so kommt es zur Bildung von Concrementen, die in der Regel sich in Form kleiner Körnchen darstellen, daher diese Harnsäureausfällungen mit dem Namen „Harngries“ belegt werden. Neben der Harnsäure und meist schon vor ihr sedimentirt harnsaures Natron und Kali; kühlt der mit fast 40° aus der Blase kommende Harn ab, so wird ein Theil der harnsauren Salze, welche in warmem Wasser viel löslicher sind als in kaltem (S. 206), unlöslich und fällt aus. Je stärker die saure Reaction des Harns, desto schneller fallen die harnsauren Salze aus, weil ihre sauren Salze in Wasser schwerer löslich sind als die neutralen. Die Sedimente von harnsauren Salzen sind meist rosaroth bis ziegelroth (Sedimentum lateritium) gefärbt und erscheinen unter dem Mikroskop gewöhnlich in amorpher feinkörniger Form. Charakteristisch für sie ist auch ihre Löslichkeit, sobald man den (sauer reagirenden) Harn gelinde, auf 40—50° C. erwärmt. Neben diesen Sedimenten finden sich, vorwiegend in sehr schwach sauren und neutralen Harnen,

meist nur mikroskopisch erkennbar, vereinzelte Quadratooctaëder oder „Briefcouvertformen“ des oxalsauren Kalk, der infolge der Umsetzung des sauren Phosphats in secundäres, alkalisch reagirendes Phosphat sein Lösungsmittel eingebüsst hat.

Lässt man klaren sauren Harn mehrere Tage bei Zimmertemperatur stehen, so nimmt seine saure Reaction ab, der Harn wird neutral, dann unter Auftreten einer deutlichen, mehr und mehr zunehmenden Trübung alkalisch, bis er schliesslich deutlich nach Ammoniak riecht. Solch ammoniakalischer Harn lässt sich vom einfach alkalischen Harn dadurch unterscheiden, dass er schon ein darüber gehaltenes feuchtes rothes Reagenspapier bläut, während der nicht ammoniakalische Harn nur das mit ihm benetzte Papier bläut. Gleichzeitig mit diesem Umschlagen der Reaction lösen sich die im sauren Harn entstandenen Sedimente von Harnsäure und sauren harnsauren Salzen auf, und sobald der Harn alkalisch geworden, fallen neue Sedimente aus: phosphorsaurer Kalk und phosphorsaure Ammoniak-Magnesia, im concentrirten, stark ammoniakalischen Harn nicht selten harnsaures Ammoniak. Dieses Umschlagen der Reaction des Harns beruht darauf, dass der Harnstoff infolge eines Fäulnissfermentes eine Umsetzung in kohlensaures Ammoniak erleidet (S. 204). Man bezeichnet diesen Process als die alkalische Gährung des Harns.

Die Gährung steht in Abhängigkeit von den Bacterien, nur mikroskopisch sichtbaren, sich lebhaft bewegenden stäbchenförmigen Gebilden, welche sich ausnahmslos in jedem gährenden Harne massenhaft finden neben kleinsten rundlichen, in Ketten an einander gereihten Kügelchen, dem Micrococcus ureae (van Tieghem's Harntorulacee). Für die innerhalb der Blase selbst bei deren Erkrankung zu Stande kommenden alkalischen Gährungen hat Musculus die Ursache in einem aus dem Blasenschleim darstellbaren gelösten Ferment nachgewiesen. Der normale Harn enthält weder jene Gährungspilze noch das lösliche Ferment. Bindet man Hunden, deren Harnblase gefüllt ist, die Harnröhre am Blasenhalse fest zu, so kann man die verschlossene ausgeschnittene Harnblase wochenlang an der Luft hängen lassen, ohne dass der Harn in der Blase — selbst der alkalische Kaninchenharn — ammoniakalisch wird oder sich darin Spaltpilze entwickeln. Es geschieht dies aber ziemlich schnell, sobald die Luft freien Zutritt hat, folglich muss der Gährungserreger dem Harn durch die Luft zugetragen werden.

Bei der ammoniakalischen Gährung des Harns sedimentirt neutrales harnsaures Ammoniak meist in sog. „Stechapfel- oder Morgensternform“, d. h. in gelblich gefärbten Kugeln, die mit stachelartig aufsitzenden kleinen Prismen besetzt sind.

Sobald der Harn alkalisch wird, fällt phosphorsaure Ammoniak-magnesia (Tripelphosphat) $MgNH_4PO_4 + 6H_2O$ in der charakteristischen „Sargdeckelform“ aus, indem ein Theil des bei der Harnstoffzersetzung gebildeten Ammoniak sich mit der phosphorsauren Magnesia verbindet; gleichzeitig fällt phosphorsaurer Kalk meist in Körnchenform, selten in keilförmigen Krystallen nieder oder bildet eine schillernde, irisirende Haut an der Oberfläche.

In dem alkalischen Harn der Herbivoren setzt sich häufig schon nach kürze-

rem Stehen der fein suspendirte kohlensaure Kalk ab entweder in amorpher Form oder in kleinen weissen Kugeln oder Drusen, im Kaninchenharn nicht selten Kalk- und Magnesiumphosphat. Zersetzen sich diese Harne und werden sie ammoniakalisch, so fällt gleichfalls phosphorsaure Ammoniak-Magnesia aus (Kalkphosphat enthält der Herbivorenharn nur wenig [S. 213]).

Wasserausscheidung durch den Harn. Da der Harn die Ueberschüsse des Wassers aus dem Körper entfernt, so wird, je reichlicher die Wasserzufuhr, ceteris paribus um so grösser auch die Harnausscheidung sein. Mit dem stärkeren Wasserstrom, der infolge reichlicher Wasseraufnahme durch den Körper circulirt, werden mehr feste Stoffe aus den Geweben ausgespült und gelangen mit dem Harn nach aussen, sodass die reichlichere Wasserzufuhr zugleich auch die Gesammtausscheidung der festen Stoffe steigert, meist nicht sehr erheblich (für den Harnstoff z. B. um 3—5 pCt. und nur in seltenen Fällen darüber). Büsst umgekehrt der Körper durch reichliche Wasserabgabe von den Lungen und insbesondere von der Haut, durch starkes Schwitzen Wasser ein, sodass infolge dessen das Blut wasserärmer wird, so wird weniger Harn ausgeschieden, dafür ist derselbe aber stark gefärbt und sehr concentrirt „hochgestellt". Ebenso kann bei vollständiger Enthaltung von Speise und Trank infolge Wasserarmuth des Blutes die tägliche Harnmenge eines Menschen auf etwa $^1/_6$ der Norm, bis auf 250 Ccm sinken. Ist dagegen wie bei feuchter und kalter Luft die Verdunstung seitens der Hautoberfläche beeinträchtigt, so wird der Harn copiös, blass und von niedrigem spec. Gewicht.

Längeres Verweilen des Harns in der Harnblase hat, nach Treskin's Versuchen an Hunden, nicht eine Concentration, vielmehr eine Verringerung der festen Bestandtheile des stagnirenden Harns zur Folge. Da das dem Harn gegenüberstehende Blut und die Lymphe der Blasenwand weniger Chlornatrium und nicht mehr als Spuren von Harnstoff enthält (S. 224), so wird Harnstoff und in geringerem Maasse Chlornatrium aus dem Harn zum Blut und der Lymphe und dafür aus letzteren Wasser zum Harn übertreten; ist der Harn wasserreicher als das Blut, so kann er an dieses sogar Wasser abgeben.

Uebergang in den Körper eingeführter heterogener Stoffe. Die in Wasser resp. in den Körpersäften löslichen und diffusiblen Stoffe werden, wenn sie nicht verändert werden, als solche oder nach vorgängiger Umwandlung im Organismus mit dem Harn ausgeschieden. Die löslichen Salze der Alkalien und Metalle treten als solche bald schneller bald langsamer mit dem Harn aus. Dagegen werden organische Säuren an Basen gebunden, sog. neutrale pflanzensaure Alkalien, wie essigsaure, äpfelsaure, weinsaure etc. Alkalien im Körper oxydirt und als kohlensaure Salze ausgeschieden. Es kann daher durch Einführung pflanzensaurer Alkalien auch der Carnivoren- und Omnivorenharn alkalisch werden; hierauf beruht auch die Wirkung des Pflanzenfutters, den Harn alkalisch zu machen. Ebenso werden freie organische Säuren, wie Milch-, Citronen-, Aepfel- und Weinsäure grössten Theils oxydirt. Nach Einführung von Terpentin nimmt der

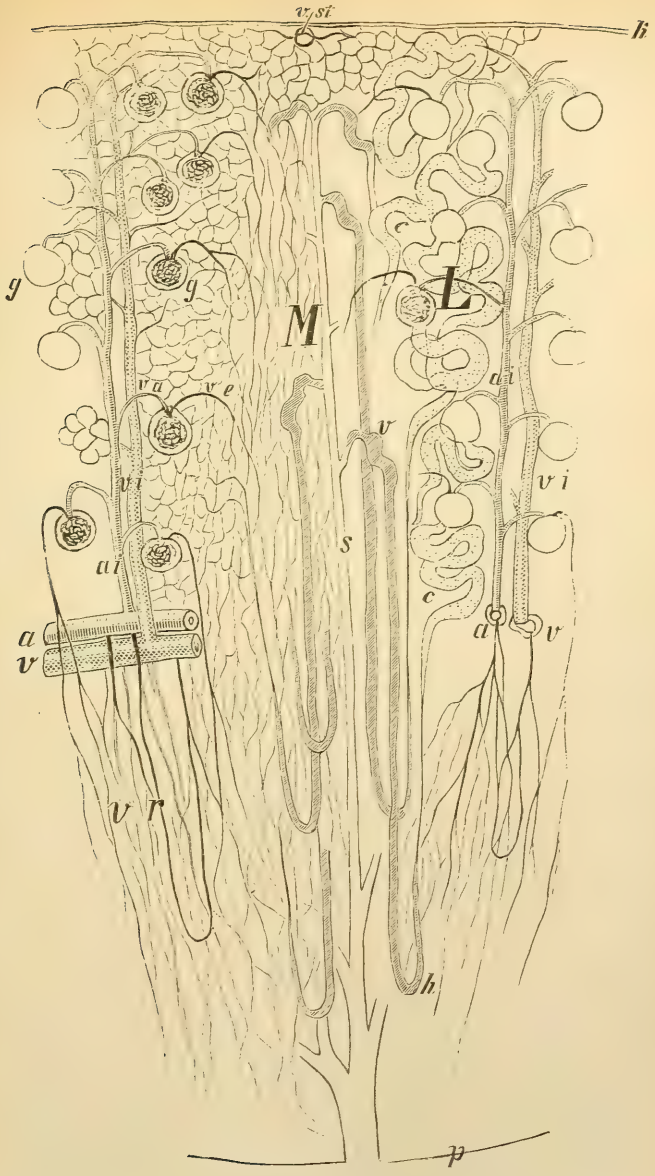
Harn einen veilchenartigen, nach Genuss von Spargel einen eigenthümlichen widrigen Geruch an. Der Synthesen, welche eingeführte aromatische Körper, wie Benzoesäure, Bittermandelöl, Chinasäure, Zimmtsäure durchmachen, indem sie mit Glycocoll gepaart in Form von Hippursäure austreten, ist bereits Erwähnung geschehen (S. 212). Endlich erscheinen eine Reihe von Farbstoffen (die Pigmente von Krapp, Rhabarber, Blauholz etc.) und Riechstoffen (Baldrian, Knoblauch, Safran u. A.) im Harn wieder.

Einzelne lösliche und leicht resorbirbare Stoffe werden, in den Körper eingeführt, ausserordentlich schnell wieder mit dem Harn ausgeschieden, ist ja auch die Umlaufszeit des Blutes (S. 54) eine sehr kurze. So ist Jodkalium und Schwefelcyankalium (Rhodankalium) schon 5 — 10 Min., Indigo und Krappfarbstoff schon 15 Min., der Farbstoff des Rhabarber bereits 20 Min. nach der Einführung in den Magen im Harn nachweisbar; bei leerem Magen und grösseren Mengen der eingeführten Stoffe schon früher, so erschien Ferrocyankalium nach einer Gabe von 20 Grm. bereits nach 2 Min. im Harn.

Die Erörterung der Harnbereitung oder Mechanik der Harnbildung setzt die Kenntniss der harnbildenden Organe, der Nieren, voraus.

Bau der Niere. Die Niere ist ein Aggregat tubulöser Drüsen, deren Tubuli als Harncanälchen bezeichnet werden. Die Tubuli bestehen aus einer structurlosen Membrana propria, der innen eine das Lumen mehr oder weniger ausfüllende Epithelschicht aufsitzt, nur dass die Tubuli wie die zu ihnen gehenden Gefässe gewisse bedeutsame Eigenthümlichkeiten zeigen. Betrachten wir die verhältnissmässig einfache Niere des Kaninchens (Fig. 19). Die vom Hilus aus eindringende grosse Nierenarterie vertheilt sich rasch durch die Marksubstanz und schickt an der Grenze von Rinde und Mark Bögen aus, die Arcus arteriosi a, und von diesen steigen einmal Aeste senkrecht nach oben, Aa. interlobulares a i zwischen die Markstrahlen M der Rinde auf und geben in kurzen Abständen kleine Seitenzweige ab, an denen gleichsam an Stielen beerenförmige Gebilde, die schon mit blossem Auge als rothe Punkte sichtbaren Malpighi'schen Körperchen, die Glomeruli oder Gefässknäuel g, meist rückläufig sitzen. Aus dem zuführenden Aste, Vas afferens v a entwickeln sich 3—5 Aestchen zu netzförmig anastomosirenden Blutgefässschlingen, die dann wieder zu einem Gefäss zusammenfliessen, dem Vas efferens v e, dessen Lumen kleiner als das des Vas afferens ist. Diese Glomeruli treten in innigste Beziehung zu den Harncanälchen, wie schon Joh. Müller bei den niedersten Wirbelthieren, den Myxinoiden gefunden, aber erst Bowman 1842 als für alle mit Nieren ausgerüsteten Thiere allgemein gültig dargethan hat. Es wird nämlich jeder Glomerulus ganz umschlossen von einer festen Kapsel, der Müller'schen oder Bowman'schen Kapsel, diese stellt die blindsackartige Enderweiterung eines Harncanälchens dar, sodass jedes Harncanälchen an seinem blinden Ende einen Glomerulus einschliesst; es gibt also soviel Glomeruli als Harncanälchen. Das weitere Verhalten dieser Harncanälchen ist folgendes: Sie verlaufen zunächst als weite Canäle in labyrinthischen Windungen, sog. gewundene Canälchen, Tubuli contorti c durch die Rinde (daher dieser Theil der Rinde auch Nierenlabyrinth L heisst),

Fig. 19.



Schema des Nierenbaues.

setzen sich dann in ein gerades durch die Marksubstanz herabsteigendes, schnell an Durchmesser abnehmendes Stück fort (enger Schenkel der Henle'schen Schleife), um dann mehr oder weniger nahe der Nierenpapille p mit enger Schlinge h in den dicken aufsteigenden Schenkel der Henle'schen Schleife umzubiegen, der den Harn-

canal zur Rinde, aber in einen Markstrahl M zurückführt. Hier mündet er mittels eines bogig gewundenen weiten Schaltstückes v in ein Sammelröhrchen s ein. Durch den spitzwinkligen Zusammenfluss mehrerer solcher Röhrchen entsteht ein grosses mit weitem Lumen versehenes Sammelrohr. Diese Sammelröhren laufen convergirend nach der Papillenspitze p als Ductus papillares, um hier in das Nierenbecken auszumünden. Die einzelnen Canalabschnitte tragen ein verschiedenes Epithel: in den gewundenen Canälchen ist das Epithel von dunklem körnigen Aussehen, membranlos und lässt keine scharfe Abgrenzung seiner einzelnen Zellen erkennen; die Protoplasmapulpa ist bei den Säugethieren fein radiär gestreift (Stäbchenepithel). Die innere Oberfläche der Müller'schen Kapsel ist ebenso wie die Oberfläche des Glomerulus von sehr flachen polygonalen Zellen ausgekleidet. Die dünnen absteigenden Schleifenschenkel führen eine Lage heller flacher Zellen, die breiteren aufsteigenden Schenkel ein ähnliches Epithel wie die gewundenen Rindencanälchen. Die Sammelröhren sind mit cubischen hellen deutlich begrenzten Zellen ausgekleidet. Die Müller'sche Kapsel hat zwei ziemlich neben einander gelegene Oeffnungen: durch die eine tritt das Vas afferens va in den Glomerulus hinein, zur anderen tritt das engere Vas efferens ve wieder heraus. Das letztere löst sich in ein engmaschiges Capillarnetz auf, welches die geraden Canäle der Markstrahlen und die gewundenen Rindencanäle umspinnt. Von jedem an der Grenze zwischen Rinde und Mark gelegenen Arcus arteriosus a gehen ausser den beschriebenen, die Glomeruli bildenden aufsteigenden Aestchen a i noch in das Mark gerade herabsteigende Aestchen, Arteriolae rectae, welche zur Papille hinziehen; diese führen dem Mark arterielles Blut zu, das nicht erst vorher durch die Glomeruli geströmt ist. Die aus den die Harncanälchen umspinnenden Capillaren entstehenden Venen sammeln sich zu Aesten v i, welche in der Rinde parallel den Arterien a i zur Grenzschicht herabsteigen, hier ebenfalls Bögen bilden v, in welche zugleich die von der Marksubstanz abführenden büschelförmigen Venulae rectae einmünden. Die letzteren laufen dicht neben den Arteriolae rectae und bilden mit letzteren zusammen die Vasa recta des Marks.

Die Niere aller höheren Säuger und des Menschen ist aus einer Anzahl von Abtheilungen zusammengesetzt, von denen jede den gleichen Bau besitzt, wie die einfache Niere des Kaninchens oder Meerschweinchens. Beim Foetus ist die Abgrenzung jedes dieser Abschnitte, Renculi, noch deutlich markirt; späterhin verwachsen die einzelnen Theile mit einander.

Gleich nachdem das arterielle Blut das linke Herz verlassen, strömt es aus der Bauchaorta in die weiten Nierenarterien; es wird also in der Zeiteinheit eine mächtige Blutmasse unter dem hohen Aortendruck durch die Nieren hindurchgetrieben. C. Ludwig hat zuerst die hydraulischen Bedingungen in den Nieren analysirt und die Ausscheidung einer Lösung von Blutwasser und Salzen als nothwendiges Resultat derselben abgeleitet. Da der Glomerulus durch Verästlung einer Arterie entsteht und die Summe der Durchmesser dieser Aeste grösser ist als der Durchmesser des Vas afferens, so muss eine der Erweiterung des Strombettes entsprechende Verlangsamung der Blutströmung, umgekehrt aber bei dem Zusammenfluss der Gefässschlingen zum Vas efferens, welches enger als das Vas afferens ist, eine entsprechende Beschleunigung der Blutströmung statt-

finden (S. 42). Infolge der Verästlungen und Windungen der den Glomerulus bildenden Gefässchen werden in ihm erhebliche Widerstände für die Blutströmung gesetzt, welche einen Theil der Stromkraft aufheben; infolge der Hemmnisse aber, welche die verhältnissmässige Enge der Abflussöffnung, des Vas efferens, herbeiführt, eine Stauung des Blutes im Glomerulus und dadurch auch erhöhter Seitendruck bedingt werden. Unter diesem erhöhten Seitendruck des Blutes auf die dünne permeable Wand der Gefässchlingen werden reichlich Blutwasser und Salze, spärlicher Eiweisskörper transsudirt, und es würde so in die Müller'sche Kapsel eine dem Blutplasma nahe stehende, nur weniger Eiweiss enthaltende Flüssigkeit hineingepresst werden (S. 171). Verringert sich infolge der Transsudation die Menge des Blutplasma, so wird es verständlich, dass das Vas efferens ein geringeres Caliber hat, als das Vas afferens. Dass das mechanische Moment des Blutdruckes die wesentliche Triebkraft für die Harnabsonderung ist, geht daraus hervor, dass die künstlich erzeugte Herabsetzung des Aortendruckes (durch starke Blutentziehungen oder Durchschneidung des Halsmarks) die Secretionsmenge im Allgemeinen abnehmen, Steigerung des Aortendruckes (z. B. durch Unterbindung mehrerer grösserer Arterien) sie zunehmen lässt. Ist der Blutdruck in der Nierenarterie, in welcher die Spannung etwa die in der Carotis herrschende erreicht und also beim Hunde 120—140 Mm. Hg beträgt, auf 40—30 Mm. Hg gesunken, so erfolgt überhaupt keine Harnsecretion. Die Schnelligkeit der Secretion hängt von dem Druckunterschied zwischen dem Blut in den Blutgefässen und dem Harn in den Harncanälchen ab. Unterbindet man den Ureter, so erlischt die weitere Harnabscheidung, sobald der Druck des gestauten Harns dem Secretionsdruck die Wage hält, der im Allgemeinen etwa $^2/_3$ von der Grösse des zeitigen Aortendruckes beträgt.

Allein gegen diese Drucktheorie lassen sich fünf gewichtige Einwände erheben. Einmal reagirt der Harn bei den Carnivoren, beim Menschen und bei hungernden Herbivoren constant sauer, während die Reaction des Blutplasma ausnahmslos alkalisch ist, ferner finden sich die Salze und die wesentlichen Bestandtheile, wie Harnstoff, Harnsäure etc., welche im Plasma nur in Spuren vorkommen, im Harn in viel concentrirterer Form, weiter enthält der Harn Stoffe, welche im Blut gar nicht angetroffen werden wie die Hippursäure und diese bei den Herbivoren in recht beträchtlicher Menge, auch ist der Harn in der Norm wenigstens eiweissfrei, während bei der Filtration resp. Transsudation zum mindesten qualitative Uebereinstimmung zwischen Aufguss (hier Blutplasma) und Filtrat (Harn) besteht (S. 170), endlich tritt auf Verengerung oder Verschliessung der Nierenvenen, obwohl dadurch der Druck in den Glomeruli beträchtlich erhöht wird, nicht nur keine Steigerung, vielmehr eine sofortige Abnahme der Harnsecretion ein. Maly hat neuerdings zu zeigen versucht, dass man im Blut ungeachtet der alkalischen Reaction desselben die Gegenwart theoretisch saurer Körper, wie saures phosphorsaures und saures kohlensaures Natron neben den Neutralsalzen dieser Ver-

bindungen anzunehmen habe, und da bei der Dialyse saurer und neutraler Phosphate vorwiegend saures Salz durchgeht, während das neutrale auf dem Dialysator zurückbleibt, so würde unter der Annahme, dass man es in der Niere mit einem ausserordentlich fein gestimmten Diffusionsapparat zu thun habe, die saure Reaction des Harntranssudates verständlich sein und ebenso, weshalb der Harn der Herbivoren, deren Blut kaum halb so viel Natriumdiphosphat (S. 13) enthält, als das Blut der Carnivoren, alkalisch reagirt. Allein selbst dies als richtig angenommen, bliebe es unverständlich, weshalb nur (der Magen und) die Nieren so exquisit feine Dialysatoren sein sollten, weshalb dann nicht auch die übrigen Secrete und Excrete sauer reagirten. Um das zweite Bedenken zu heben, hat Ludwig angeführt, dass der aus den Glomeruli in die Müller'sche Kapsel transsudirte, sehr wasserreiche Harn in den Harncanälchen mit dem infolge der Transsudation nunmehr concentrirten Blut welches die Harncanälchen umspült, sowie mit der in den intertubulären Lymphbahnen strömenden Lymphe in Diffusionsverkehr tritt, an diese hauptsächlich Wasser abgibt und dadurch selbst allmälig concentrirter wird. Abgesehen davon, dass die angeführten Einwände sich mit der mechanischen Druckhypothese nur in der allergezwungensten Weise vereinigen lassen, lässt diese die eigentlichen Drüsenzellen, die Epithelien der Harncanälchen ganz ausser Acht, betrachtet sie gewissermassen nur als Ufersteine des Harnstromes, während wir doch von allen übrigen Drüsenzellen wissen, dass für die Bildung des Secretes ausser der Transsydation noch wesentlich die active Thätigkeit der Drüsenzellen in Betracht kommt. Bowmann, dem wir die allgemein gültige Feststellung der innigen Beziehungen zwischen den Blut- und Harncanälchen verdanken, hat zuerst dem Epithel der Nierentubuli, gleichwie anderen Drüsenzellen, eine bedeutende Rolle bei der Harnbereitung zuerkannt derart, dass diese Epithelien die Ausscheidung der specifischen Bestandtheile (Harnstoff, Harnsäure u. A.) besorgen oder wenigstens regeln; das aus den Glomeruli ausgepresste Wasser und allenfalls die Salze sollten in den Harncanälchen aus deren Zellen jene Substanzen gleichsam ausschwemmen. Von den Drüsenzellen ist es uns anderweitig bekannt, dass sie gewisse Stoffe an sich ziehen, Salze zersetzen und daraus bald die Säuren bald die Basen entbinden. Bei einer directen Betheiligung der Nierenzellen an der Harnbereitung würde es auch verständlich sein, dass das quantitative Verhältniss der im Harn vorkommenden Stoffe durchaus verschieden ist von demjenigen, in welchem sich jene Stoffe im Blute befinden. Zudem sind bereits eine Reihe von Thatsachen bekannt, welche die directe Beziehung der Drüsenzellen der Niere zur Harnbereitung darthun. Einmal hat v. Wittich die Epithelien der gewundenen Harncanälchen bei Vögeln, in deren breiigem Harn die Harnsäure die Stelle des Harnstoffs vertritt, auch normal mit Harnsäurekrystallen vollgestopft gefunden, niemals aber die Müller'schen Kapseln, sodann hat Heidenhain gezeigt, dass nach Injection von indigschwefelsaurem Natron in's Blut von Hunden zu einer Zeit, wo der Harn infolge des Ueber-

trittes dieses Salzes blau erscheint, der blaue Farbstoff weder auf der Oberfläche der Glomeruli noch in den Müller'schen Kapseln sich findet, vielmehr erst in den gewundenen Canälchen angetroffen wird, und zwar kann der Austritt des blauen Salzes durch die Epithelien der gewundenen Canäle direct aus der Färbung der Epithelien erkannt werden. Ebenso finden sich nach Injection harnsaurer Salze in's Blut körnige Niederschläge dieser Salze erst in den gewundenen Canälchen und deren Epithelien, während die Müller'schen Kapseln davon frei sind. Die bedeutsamste Thatsache endlich, welche auf das unzweideutigste für die specifische chemische Thätigkeit der Nierenepithelien spricht, ist die Synthese der Hippursäure aus Benzoesäure und Glycocoll, welche, wie Bunge und Schmiedeberg gezeigt haben, bei Carnivoren nur in der Niere (bei Herbivoren ausser in der Niere nach W. Salomon auch noch anderswo im Körper) zu Stande kommt und zwar auch in der aus dem Körper entfernten und künstlich durchbluteten Niere, so lange die Nierenzellen noch functioniren; daher erfolgt die Vereinigung beider Stoffe, nur in geringerem Umfange, auch dann noch, wenn das lebenswarme Organ fein zerrieben und mit Benzoesäure und Glycocoll digerirt wird. Dass andererseits das Harnwasser durch die Glomeruli und unabhängig davon die specifischen Harnbestandtheile durch die Epithelien ausgeschieden werden, ergiebt sich daraus, dass auch, wenn infolge rapiden Sinkens des Blutdruckes oder Unterbindung des Ureters die Harnwasserausscheidung sistirt, nunmehrige Injection des blauen Farbstoffs schon nach wenigen Minuten Bläuung der Epithelien der gewundenen Canälchen bewirkt; es hat also, während die Wasserausscheidung in den Glomeruli stockte, Ausscheidung des blauen Salzes durch die Epithelien der Tubuli contorti stattgefunden. Indess steht der durch die Glomeruli abgeschiedene Harnwasserstrom nicht in directer Abhängigkeit vom Blutdruck, denn nach Unterbindung der Nierenvenen sistirt die Harnwasserausscheidung ungeachtet der dadurch bewirkten Blutdrucksteigerung. Danach muss man mit Heidenhain annehmen, dass es die Geschwindigkeit des Blutstromes in der Glomerulis ist, welche die Wasserausscheidung beherrscht. Diese Folgerung von Heidenhain hat in Versuchen von J. Munk an der frisch ausgeschnittenen und künstlich durchbluteten „überlebenden" Niere directe Bestätigung gefunden. Die Strömungsschnelle des Blutes hat nicht allein den Werth beschleunigter Zufuhr des Absonderungsmaterials, sondern auch ihre Bedeutung in der Sauerstoffversorgung, deren die secernirenden Zellen für ihre Arbeitsleistung bedürfen; Arterienverschluss hebt infolge Erstickung der Nierenzellen die secretorische Thätigkeit derselben definitiv auf. Aber dieses Moment allein genügt noch nicht. Damit selbst bei genügender Stromschnelle des Blutes überhaupt Secretion zu Stande kommt, dazu bedarf es nach J. Munk noch der Anwesenheit kleiner Mengen solcher Substanzen, welche durch den normalen Harn zur Ausscheidung gelangen, der sog. „harnfähigen" Stoffe, wie Harnstoff, harnsaure Salze, Chloride, Sulfate, welche die Nierenzellen zur Thätigkeit anspornen. Es

sind also jene vom Stoffwechsel herrührenden Endproducte des Eiweisszerfalles und die überschüssigen Salze der Nahrung und der Gewebe, welche dem Blut zugeführt und mit diesem zu den Nieren strömend dort die Nierenzellen zur Thätigkeit anregen. Je schneller das diese harnfähigen Stoffe führende Blut durch die Nieren strömt, desto reichlicher ist die Harnabscheidung und umgekehrt. Letztere wird auch durch einen grösseren Wassergehalt des Blutes gefördert, daher die Harnfluth nach reichlichem Wassergenuss, obwohl dadurch die Stromschnelle des Blutes kaum verändert wird. Danach ergibt sich folgende Auffassung des Secretionsvorganges als die wahrscheinlichste: Die specifischen Harnbestandtheile (Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure u. A. nebst einem Theil der Harnsalze) werden durch active Thätigkeit der Epithelien in den gewundenen Harncanälchen abgeschieden und durch den Wasserstrom, der (mit einem Theil der Harnsalze) aus den Glomeruli herabkommt, fortgeschwemmt. Zur Thätigkeit werden die Nierenzellen indess erst angeregt, wenn der Gehalt des Blutes an „harnfähigen Substanzen" eine gewisse Höhe erreicht; und der Grad ihrer Thätigkeit wird einmal durch die Blutgeschwindigkeit in den Nierencapillaren und dann durch den Gehalt des Blutes an Wasser bestimmt, derart, dass mit dem Ansteigen dieser beiden Factoren auch die Harnabscheidung zunimmt. Das Freibleiben des normalen Harns von Eiweiss dürfte nach Heidenhain darauf zurückzuführen sein, dass die Schlingen der Gefässknäuel von einer continuirlichen Schicht von Aussenepithelien umgeben und diese für Serumeiweiss undurchgängig sind.

Ausser der Hippursäure (und vielleicht den Harnfarbstoffen) wird wohl keiner der specifischen Harnbestandtheile in den Nieren gebildet, vielmehr werden Harnstoff, Harnsäure u. A. den Nieren schon fertig mit dem Blut zugeführt und von diesen nur aus dem Körper eliminirt, wie unzweifelhaft daraus hervorgeht, dass nach Exstirpation der Nieren sich jene Stoffe und die Harnsalze im Blut anhäufen und dann zu schweren Störungen, ja sogar zum Tode führen können. Man nennt diesen Zustand der Ueberladung des Blutes mit Harnbestandtheilen: Uraemie.

Wenn die specifischen Stoffe des Harns: Harnstoff, Harnsäure etc. auch im Blut nur in geringen Mengen vorhanden sind, so kommt doch dabei als wesentlich das Moment in Betracht, dass die Blutmengen, welche die Nieren durchströmen, ausserordentlich gross sind. Ein grosser Hund von 30 Kgrm. Körpergewicht hat eine Blutmenge von $^{30}/_{13}$ Kgrm. (S. 23) = 2,31 Kgrm. Nun beträgt aber die Dauer des Kreislaufs beim Hund 15 Secunden (S. 55); in jeder Minute durchsetzen also den Körper 4 × 2,31 = 9,24 Kgrm. Blut und in 24 Stunden 9,24 × 60 × 24 = 13305,6 Kgrm. Da das Gewicht beider Nieren nach Colin's Bestimmungen etwa $^{1}/_{200}$ des Körpergewichtes beträgt, so würden, unter der Annahme einer gleichmässigen Blutvertheilung, $\frac{13305,6}{200}$ = 66,53 Kgrm. Blut in 24 Stunden die Nieren passiren. Den Harnstoffgehalt des Blutes nach den vorliegenden Bestimmungen zu 0,5 Grm. pro Mille angesetzt, würden in 24 Stunden

mit 66,53 Kgrm. Blut den Nieren etwa 33,3 Grm. Harnstoff zugeführt werden. Höchst wahrscheinlich durchströmt die ständig thätigen Nieren im Verhältniss zu ihrem Gewicht mehr Blut als andere nicht drüsige Organe, ist doch auch das Caliber der Nierenarterien viel grösser als es im Verhältniss zu der Kleinheit der Organe sein sollte, sodass wohl den Nieren 40—50 Grm. Harnstoff mit dem Blut zugeleitet werden. Da nun ein grosser Hund bei ausreichender Fleischnahrung in 24 Stunden 30—35 Grm. Harnstoff entleert, so wird ziemlich der gesammte oder zum mindesten der überwiegend grösste Theil des mit dem Blut den Nieren zuströmenden Harnstoffs in der Drüse abgefangen, wahrscheinlich vermöge chemischer Affinität von den Drüsenzellen festgehalten und an das Excret abgegeben. Dem widerspricht scheinbar die Thatsache, dass die Untersuchung der Nieren selbst nur wenig Harnstoff aufweist. Indessen auch in der Leber, obwohl in ihr die specifischen Gallenbestandtheile (Gallenfarbstoff und Gallensäuren) unzweifelhaft erst gebildet werden (S. 145), kann die chemische Untersuchung ebenfalls nur Spuren von Gallenfarbstoff und Gallensäuren nachweisen. Wahrscheinlich werden die Harn- und Gallenstoffe in demselben Maasse, als sie von den Nierenzellen dem Blut entzogen resp. von den Leberzellen gebildet werden, auch an das Secret abgegeben, sodass in der Norm niemals eine Anhäufung jener Stoffe im Nieren- resp. Lebergewebe statthat.

Fortbewegung und Austreibung des Harns. Der in die Müller'schen Kapseln und in die Anfänge der gewundenen Harncanälchen hineingepresste Harn wird durch die vis a tergo des ständig nachrückenden Secrets vorwärts bewegt, durchsetzt die Henle'schen Schleifen, gelangt in die Sammelröhren und an der Ausmündung dieser auf der Nierenpapille in das Nierenbecken und weiter in den Ureter. Gesetzt nun, es stände hier der Vorwärtsbewegung ein Hinderniss entgegen, so würde unter dem Druck des anstauenden Harns die frei in das Nierenbecken hineinragende Papille und damit die in ihr verlaufenden Sammelröhren comprimirt werden, sodass kein Tropfen Harn aus dem Nierenbecken in die Sammelröhren zurüktreten kann. Jeder neue in den Ureter gelangende Tropfen Harn wirkt als Reiz, der seinerseits eine peristaltische Contraction der in der mittleren Schicht des Harnleiters verlaufenden glatten Muskelfasern auslöst. Am freigelegten Ureter sieht man (bei Hund, Katze und Kaninchen) die peristaltischen Wellen 6—12mal in der Minute vom Nierenbecken nach der Blase hinunterlaufen. Durch diese wellenförmig abwärtsschreitende Bewegung gelangt der Harn verhältnissmässig schnell aus dem Nierenbecken in die Blase. In dieser kann er sich, die Blasenwandung ausdehnend, so lange ansammeln, bis unter dem Druck des angestauten Harns der elastische und muskulöse Verschluss der Blase gegen die Harnröhre, der noch durch eine bei stärkerem Innendruck sich vor die Oeffnung legende Falte der vorderen Blasenwand wirksam unterstützt wird, nachgibt. Der Rücktritt des Harns aus der Blase in die Ureteren ist durch die schiefe Einpflanzung der letzteren in die Blasenwand verhindert, sodass, gleichwie bei der Einmündung des Duct. choledochus und pancreaticus in den Dünndarm (S. 138), bei starkem Druck von innen her, von der Blase aus oder bei Con-

traction des Detrusor die Harnleitermündungen comprimirt und verschlossen werden. Der Verschluss der Blase gegen die Harnröhre wird durch einen Ringmuskel, den Sphincter vesicae vermittelt, sein Antagonist der Detrusor urinae, der in Längszügen vom Blasenscheitel gegen die Urethralöffnung hinunter verläuft, verengt bei seiner Zusammenziehung die Blase, unter Umständen bis zum vollständigen Schwinden ihrer Lichtung, überwindet so den Verschluss des Sphincter und treibt den Harn in die Harnröhre, aus der er unter dem Druck des Detrusor im bogenförmigen Strahl herausgetrieben wird. Am Schluss jeder Harnentleerung werden die letzten Portionen stossweise aus der Harnröhre entleert und zwar durch rhythmische Contractionen der Mm. bulbocavernosi, welche die Wurzel der Harnröhre dabei comprimiren. Die Entleerung der Harnblase kann abgesehen von ihrer eigenen Muskulatur noch durch die Bauchpresse (S. 93), also die gleichzeitige Zusammenziehung von Zwerchfell und Bauchmuskeln auf das kräftigste unterstützt werden. In wie weit und in welcher Weise hierbei nervöse Einflüsse eingreifen und wie überhaupt die Harnentleerung, sei sie beabsichtigt oder nicht, zu Stande kommt, wird uns noch bei der Physiologie der nervösen Centralorgane beschäftigen.

Der Schweiss.

Auf die Oberfläche der Haut wird in ausserordentlich wechselnder Menge, bald nur ganz spärlich und kaum mit blossem Auge wahrnehmbar, bald sehr reichlich ein tropfbar-flüssiges Secret ausgeschieden, das Product der Schweissdrüsen.

Schon Malpighi bekannt und dann wieder vergessen, sind die Schweissdrüsen von Breschet beim Menschen und von Gurlt (1835) bei verschiedenen Haussäugethieren wieder entdeckt worden. In einfachster Form als kleine ovale Säckchen finden sie sich beim Rinde; beim Menschen, Pferd sowie in der nackten Pfotenhaut von Hund und Katze, in der Rüsselscheibe vom Schwein in langen zu wirren Knäueln gewundenen Schläuchen. Die grösseren Knäueldrüsen besitzen meist einen Belag glatter Muskelfasern. Der einfache, niemals verzweigte, knäuelförmig gewundene tubulöse Drüsenkörper liegt im subcutanen Fettgewebe der Haut; der die Cutis und das Malpighi'sche Schleimnetz durchsetzende Ausführungsgang der Drüse verläuft nach oben in korkzieherförmigen Windungen und diese haben die Bedeutung, dass bei der Spannung der leicht gefalteten Haut der Ausführungsgang gerade gerichtet wird, ohne dass sein Lumen durch den stärkeren Druck oder Zug verschlossen wird. Die vollsaftigen Zellen des Malpighi'schen Schleimnetzes setzen sich unmittelbar in die der Membrana propria aufsitzenden Secretionszellen der Schweissdrüsen fort; in die Hornschicht der Haut ist das Schweisscanälchen ohne Membrana propria eingegraben. Bei den sehr grossen Schweissdrüsen der Achselhöhle gehen die Ausführungsgänge mehrerer benachbarter Drüsen in einen gemeinsamen weiten Ausführungsgang über.

Beim Menschen kommt das Schwitzvermögen der ganzen Haut zu, als Prädilectionsstellen sind zu nennen: die Gesichtshaut, insbe-

sondere die Stirn, die Vola der Hand, die Planta des Fusses und die Achselhöhle: beim Affen ebenfalls Vola und Planta, in weit geringerem Grade der Nasenrücken. Es schwitzt ferner stark das Pferd und das Schaf, erheblich viel weniger das Rind, gar nicht Ziegen, Kaninchen, Ratten. Fast gar nicht nur in den Sohlenballen schwitzen die Carnivoren z. B. Hund und Katze; das unstreitig günstigste Feld für die Beobachtung und das Studium der Schweissabsonderung gibt die unbehaarte Sohlenfläche der Katze ab. Schweine schwitzen zumeist an der Rüsselscheibe, an welcher schon Gurlt besonders gut entwickelte Schweissdrüsen gefunden hat.

Ueber die Verbreitung der Schweissdrüsen auf der Haut des Menschen hat Krause werthvolle Beobachtungen gesammelt; danach kommen auf 1 Quadratzoll Haut (in runden Zahlen) an der

Stirn	1250	Schweissdrüsen
Wangen	550	„
Brust, Bauch, Vorderarm	1100	„
Nacken, Rücken, Gesäss	420	„
Oberschenkel, Unterschenkel . . .	5—600	„
Hand: Vola	2750	„
Hand: Rücken . . .	1500	„
Fuss: Planta	2700	„
Fuss: Rücken . . .	920	„

Danach berechnet Krause für die gesammte Körperoberfläche von 15□Fuss rund $2^1{}_3$ Millionen Schweissdrüsen. In der Achselhöhle stehen die Schweissdrüsen dichter als sonst wo auf der Haut, nur sind sie hier wegen der Verbindung ihrer Ausführungsgänge mit einander schwerer zu zählen.

Der Schweiss ist eine klare farblose Flüssigkeit von eigenthümlichem mehr weniger scharfen ranzigen Geruch und deutlich salzigem Geschmack. Von morphotischen Bestandtheilen enthält er nur Epithelien und Epidermisschuppen. Seine Reaction ist beim Menschen meist sauer, beim Pferde und bei der Katze hat Luchsinger sie meist alkalisch gefunden, und da auch bei anderen Säugethieren, zuweilen auch beim Menschen, wenn sie andauernd schwitzen, insbesondere die später entleerten Schweissportionen neutral bis alkalisch reagiren, so muss zunächst noch dahingestellt bleiben, ob nicht auch beim Menschen die saure Reaction auf eine faulige Gährung und Zersetzung des Schweisses zurückzuführen ist, welche durch ein, wahrscheinlich aus der Luft auf die Hautoberfläche gelangtes und dort haftendes Ferment eingeleitet wird. Die saure Reaction rührt von freien flüchtigen Fettsäuren her; es ist indess nicht auszuschliessen, ob die Fettsäuren nicht von der Zersetzung des dem Schweiss beigemengten Hauttalges (S. 229) herrühren.

Der Schweiss ist eins der wasserreichsten Drüsensecrete, er enthält nur zwischen $^1/_2$ und $2^1{}_2$ pCt. feste Stoffe, also 97,5—99,5 pCt. Wasser. Etwa ein Drittel der festen Stoffe besteht aus anorganischen Salzen, unter denen Chlornatrium bei weitem überwiegt, welches

fast die Hälfte vom Gewichte der Salze bildet. Daneben finden sich phosphorsaure Alkalien, Spuren phosphorsaurer Erden und Eisenoxyd. Unter den organischen Bestandtheilen sind nachgewiesen: Harnstoff, im Mittel zu 0,15 pCt., der infolge seiner durch Fäulnissferment leicht erfolgenden Umwandlung in Ammoniumcarbonat (S. 204) die Ursache der im Schweiss häufig gefundenen Ammoniumsalze abgibt, ferner flüchtige Fettsäuren: Ameisensäure, Essigsäure, wohl auch Buttersäure, Propionsäure, Capron- und Caprylsäure, endlich Spuren von Neutralfett. Von den flüchtigen Fettsäuren rührt der eigenthümlich stinkende Geruch der Schweisse, insbesondere der Fussschweisse her. Zuweilen sollen auch Spuren von Albumin im Schweiss vorkommen.

Die Absonderungsgrösse des Schweisses bei verschiedenen Menschen oder Thieren, ja bei demselben Individuum unter verschiedenen äusseren Verhältnissen unterliegt weiten Schwankungen, abhängig von der Beschaffenheit der Luft, ihrer Temperatur, ihrem Feuchtigkeitsgrad etc. Alle diejenigen Momente, welche den Blutreichthum der Haut vermehren, steigern ceteris paribus auch die Schweissabsonderung, und wenn mehr Wasser, als in der Zeiteinheit von der Haut abdunsten kann, von den Schweissdrüsen auf die Oberfläche der Haut ergossen wird, so sammelt er sich in tropfbar-flüssiger Form an; solche Momente bilden körperliche Anstrengungen und lebhafte Bewegungen, warme Bäder, reichliche Aufnahme heisser spirituöser und saurer Getränke, Reiben und Bürsten der Haut, warme Kleidung u. s. f. Ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, sodass der auf die Hautoberfläche ergossene Schweiss nicht abdunsten kann, so entsteht ein lästiges unbehagliches Gefühl, das Gefühl der „Schwüle"; bei warmer trockner Luft kommt es kaum zu sichtbarer Schweissansammlung, weil die trockne Luft entsprechend ihrer hohen Temperatur viel Wassergas aufnehmen kann (S. 65) und daher die Abdunstung des Hautwassers schnell und ziemlich vollständig erfolgt. Psychische Affecte, Angst, Zorn, Freude erhöhen die Schweissbildung. Zwischen Nieren- und Hautabsonderung besteht ein eigenthümlicher Antagonismus (S. 217): der Schweiss ist reichlicher bei sparsamer Harnabsonderung; ist dagegen die Wasserausscheidung durch die Nieren vermehrt, so erfolgt eine sparsamere Schweissbildung. Bei unterdrückter Harnabsonderung, wie sie zuweilen bei Nierenkrankheiten und in der Cholera zu beobachten ist, werden die sonst durch die Nieren ausgeschiedenen festen Stoffe mehr oder weniger mit dem Schweiss aus dem Körper herausgeschafft, der dadurch so reich an festen Stoffen wird, dass beim Verdunsten des Schweisswassers auf der Hautoberfläche Harnstoff auskrystallisirt. Infolge aller der erwähnten Momente ist die Bestimmung der täglichen Secretionsgrösse schon an sich sehr misslich. Im Allgemeinen kann man die Ausgabe an Wasser durch die Haut beim Menschen auf 800—1000 Ccm. $= {}^1/_{15}$ des Körpergewichtes veranschlagen, sodass demnach durch die Haut etwa ebensoviel Wasser aus dem Körper abdunstet als aus den

Lungen mit der Ausathmungsluft (S. 66). Die Ausgabe an festen Stoffen durch den Schweiss fällt kaum in's Gewicht.

Die Zusammensetzung des Schweisses scheint hauptsächlich abhängig zu sein: von der Geschwindigkeit und der Dauer der Absonderung und von der Menge der aufgenommenen Getränke. Mit der steigenden Schweissmenge von einem Minimum bis zu einem mittleren Grenzwerth nimmt der absolute Gehalt des Schweisses an organischen Stoffen ein wenig ab, die der anorganischen Stoffe zu. Die ersten Partien secernirten Schweisses enthalten mehr freie flüchtige Fettsäuren und deren Salze, weniger anorganische Salze; in den späteren Portionen fehlen meist die freien Fettsäuren, daher auch bei reichlicher Absonderung der Schweiss weiterhin alkalisch werden kann. Endlich hat sich ergeben, dass starke Schweisssecretion eine Verminderung der Harnstoffausscheidung durch den Harn zur Folge hat.

An der Nase und Oberlippe der Wiederkäuer, des Hundes und der Katze findet sich eine in vielen Beziehungen der Schweisssecretion verwandte Absonderung, deren Quelle ein massiges Lager traubiger Drüsen, die sog. Flotzmaul-drüsen ist. Das Secret ist wasserklar, nicht fadenziehend, bald schwach, bald stark alkalisch.

Auf die Beziehungen des Nervensystems zur Schweisssecretion werden wir bei der Lehre von der spec. Nervenphysiologie näher eingehen.

Hauttalg und Epidermoidalabschuppung. Ausser dem Schweiss wird auf die Oberfläche der Haut noch in geringer Menge ein anderes Secret ergossen, der Hauttalg (Sebum cutaneum), welcher von den Talgdrüsen, acinösen Drüsen mit deutlich lappiger Gestalt, abgesondert eine ölige halbflüssige Masse bildet, die, sei es schon in den Ausführungsgängen der Drüsen oder erst auf der Hautoberfläche zu einem weissen schmierigen Talg erstarrt. Die Talgdrüsen sitzen, meist 2 an Zahl, dem Haarbalg seitlich an, sodass der Ausführungsgang der Drüsenacini in den Haarbalg mündet, nur selten, wie an der haarlosen Vorhaut und Eichel und an den kleinen Schamlippen münden die Talgdrüsen frei auf die Oberfläche aus. Man findet in der Peripherie jedes Drüsensäckchens sehr grosse polygonale Zellen mit runden Kernen und feinkörnigem Protoplasma, welche in dem Maasse verfetten, als sie nach dem Lumen der Drüse vorrücken, um hier zu Grunde zu gehen. Von einer Absonderung ist, streng genommen, bei den Talgdrüsen nicht die Rede: Wucherung des Drüsenepithels und fortschreitende Verfettung der Zellen ist das Wesentliche des Vorgangs. Dem entsprechend findet man im Hauttalg fetthaltige Zellen, freies Fett vermengt mit Epidermisplättchen und, wenn er längere Zeit in der Drüse zurückgehalten und eingedickt ist, Cholestearinkrystalle (S. 142). Der Inhalt solcher infolge von Verschluss des Ausführungsganges bei fortbestehender Secretion erweiterter Haarbälge (Comedonen, Mitesser) ist wohl am geeignetesten zur chemischen Untersuchung des Hauttalgs. C. Schmidt hat darin nur 31 pCt. Wasser, 61 pCt. Epithelien und Albumin, 5 pCt. Neutralfett und Seifen und 1 pCt. anorganische

Salze gefunden. Die Fette bestehen fast ausschliesslich aus Palmitin und Olein; ebenso die Seifen aus Palmitin- und Oelsäure. Unter den anorganischen Salzen überwiegen die Erdphosphate; Chlor- und phosphorsaure Alkalien finden sich nur in geringer Menge. Im Praeputialsecret des Menschen und der Pferde soll bis zu 50 pCt. Fett vorkommen; doch ist es noch fraglich, in wie weit dieses Secret den Talgdrüsen entstammt; jedenfalls ist ihm stets ein beträchtlicher Theil von Epidermiszellen der Eichel und Vorhaut beigemengt.

Das Secret der in den Lidknorpel eingebetteten Meibom'schen Drüsen, deren Ausführungsgang auf den freien Augenlidrand ausmündet, ist in seiner chemischen Zusammensetzung wohl dem Hauttalg an die Seite zu stellen.

Verwandt mit dem Hauttalg ist auch das Ohrenschmalz (Cerumen). Dasselbe ist ein Gemenge des Secrets der knäuelförmig gewundenen tubulösen Ohrschmalzdrüsen (Gland ceruminosae), sowie (in Nachbarschaft von feinen Haaren) von Hauttalgdrüsen des knorpligen Theils des äusseren Gehörgangs. Die microscopische Untersuchung der gelben eigenthümlich riechenden schmierigen Masse zeigt Talgdrüsenzellen, freies Fett und zuweilen Cholestearinkrystalle. Ferner enthält das Ohrenschmalz einen Eiweisskörper, von Fetten: Olein und Palmitin, einen gelben bitterschmeckenden Stoff und anorganische Salze.

Die Wolle der Schafe (Rohschur) enthält ein saures (fettsaures) Kalisalz in grösseren Mengen, ferner nach E. Schulze ein sog. Cholesterinfett, in dem die Fettsäuren, statt an Glycerin, an Cholesterin gebunden sind. Letzteres, mit Wasser mischbar und „Lanolin" genannt, findet sich nach Liebreich auch in allen hornstoffhaltigen Geweben (Haut, Haare, Feder, Huf, Horn, Stachel).

Ueber die Ausscheidungsgrösse des Hauttalgs und der ihm verwandten Secrete lässt sich Bestimmtes nicht angeben, weil es nicht gelingt, den Hauttalg gesondert von dem Schweiss aufzufangen. Der verschiedenartige Glanz der Haare und Oberhaut bei den verschiedenen Thieren und selbst bei verschiedenen Individuen derselben Thierklasse zeigt, dass die Secretionsgrösse dieser Drüsen, die durch Wärme befördert wird, ausserordentlich variirt. Am stärksten scheint sie bei den Negern entwickelt zu sein, die eine weiche fettige Oberhaut haben; hier sind in der That die Talgdrüsen so mächtig entwickelt, dass sie den Haarknopf zwischen sich fassen und tief in den Panniculus hineinragen. Nur so viel lässt sich mit Sicherheit aussagen, dass dieser Ausgabeposten gegenüber den anderweitigen Ausscheidungen des thierischen Körpers kaum in Betracht kommt. So gering nun auch diese Secretionsgrösse sein mag, so ist doch der Hauttalg selbst für die Thiere von grosser physiologischer Bedeutung. Es werden durch den Hauttalg die Haare und die Hautoberfläche eingeölt, mit einer dünnen Fettschicht überzogen und dadurch diese hornigen Gebilde geschmeidig gemacht und sowohl gegen die Einwirkung des Schweisses als wässriger Flüssigkeiten überhaupt geschützt, indem das Wasser in einen mit einer feinen Fettschicht überzogenen Körper nicht eindringen kann. Es ist für die Thiere von ungeheurer Wichtigkeit, dass infolge dessen ihr Pelz zwar benässt,

aber nicht durchnässt wird. Das Regenwasser, das in den Pelz eindringt, läuft von den mit Talg überzogenen Haaren und der Haut herunter, und so bildet der Hauttalg ein wesentliches Schutzmittel gegen Durchnässung und die durch letztere bedingte Abkühlung der Hautoberfläche, die, wenn sie einen gewissen Grad übersteigt, für die Gesundheit der Thiere nachtheilig wird, ja selbst aus später zu besprechenden Gründen infolge zu intensiver Wärmeentziehung das Leben der Thiere geradezu gefährden kann.

Die Epidermoidalgebilde der Haut, die Oberhaut, Haare, Wolle, Federn, Nägel, Klauen, Hufe und Hörner werden an ihrer Oberfläche allmälig, mehr oder weniger schnell abgenutzt; an ihnen erleidet also der Organismus einen beständigen, seiner Grösse nach wechselnden Verlust. Alle diese Gebilde bestehen aus Hornstoff oder Keratin; die eiweisshaltigen Zellen der Cutis werden, je mehr sie nach der Oberfläche zu vorrücken, trübe undurchsichtig, sie verhornen und sind in diesem Zustand durch Essigsäure nicht mehr auflösbar. Die Zellen verlieren ihre Fülle und Rundung und werden zuletzt zu einem trocknen spröden Blättchen, das mit den Nachbarzellen zu einer Hornschicht verschmilzt, an welcher keine Neubildung, sondern nur noch mechanische Abnützung durch Reibung, Abfallen oder Verwittern beobachtet wird.

Der Hornstoff, das Keratin, ein modificirter eiweissartiger Körper, ein sog. Albuminoid, enthält C, H, O, N, S. In kaltem Wasser, Alcohol und Aether unlöslich, in heissem Wasser etwas aufquellend, erweicht er in verdünnten Alkalien, ohne sich aber selbst nach längerem Kochen aufzulösen. Kaustische fixe Alkalien lösen ihn unter Entwicklung von Ammoniak auf; diese Lösung trübt sich auf Zusatz von Säuren im Ueberschuss, selbst schon Essigsäure, und dabei entbindet sich Schwefelwasserstoff. Dementsprechend quellen auch die oberflächlichsten vertrockneten Epidermiszellen in warmem Wasser oder in Wasserdampf auf, erweichen und können in diesem Zustande durch Reiben leicht entfernt werden (Wirkung warmer Bäder). Noch schneller erweichen sie in Alkalilösungen, weshalb man sich zum Waschen der Seifen (auch der Soda und Pottasche) bedient.

Haare und Federn fallen, nachdem der Zusammenhang des Schaftes mit der Wurzel sich gelockert, meist im Ganzen aus. Auch die Grösse dieser epidermoidalen Abschuppung ist schwer festzustellen. Für einen Hund von 30 Kgrm. beträgt nach Voit der tägliche Verlust durch Haar- und Hautabschuppung 1—2 Grm. mit knapp 0.1 Grm. Stickstoff. Die Production von Hornsubstanz im Haupthaar beträgt nach Benecke etwa 40 Mgrm pro Tag, an den Finger- und Fussnägeln nach Moleschott 5—6 Mgrm. Bei Ochsen fand sich ein täglicher Haarverlust, je nach der Jahreszeit von 2—20 Grm. schwankend. Beim Pferde erhielt Valentin durch Striegeln pro Tag 5—6 Grm. einer pulverigen Masse, welche aus abgeschuppter Epidermis, einzelnen Haarbruchstücken und den Ueberresten des Hauttalgs bestand und vorzugsweise Kieselsäure und Kalk enthielt. In den Haaren und Federn sind von

anorganischen Salzen vorherrschend Calcium- und Magnesiumphosphat, Kieselerde und Eisenoxyd enthalten, sodass mit den Haaren der Organismus auch an diesen Salzen einen kleinen Verlust erleidet.

Die Hautathmung.

Abgesehen vom Schweiss und vom Talg werden auch noch Gase von der Haut abgegeben, und zwar vorwiegend Kohlensäure; höchst wahrscheinlich werden auch geringe Mengen von Sauerstoff aus der Luft von dem Blut der Hautgefässe aufgenommen; man spricht daher von einer Hautathmung, die man der Lungenathmung als Perspiration oder Perspiratio insensibilis gegenüberstellt. Schon gelegentlich der allgemeinen Verhältnisse der Respiration ist der Hautathmung kurz Erwähnung geschehen (S. 70). Da unmittelbar unter der Malpighi'schen Schleimschicht ein reiches Gefässnetz durch die ganze Haut sich verbreitet und das Blut in diesen Hautgefässen infolge der inneren oder Gewebsathmung CO_2-reich und O-arm ist, so muss aus diesem Blut, dem die O-reiche und CO_2-arme Luft gegenübersteht, nach den Gesetzen der Gasdiffusion (S. 72) CO_2 in der Richtung nach aussen und umgekehrt O aus der Luft nach dem Blut zu strömen. Aus dem wasserreichen Blut wird auch in die Aussenluft, sobald diese mit Wasserdampf nicht gesättigt ist, Wassergas abdunsten müssen. Freilich wird die Diffusion nicht so ergiebig und so schnell erfolgen, als in der Lunge, wo das Blut nur durch die dünne Wand der Capillaren und das Endothel der Lungenalveolen von der Lungenluft getrennt ist, weil hier in der Haut sich zwischen Blut und Aussenluft ausser der Gefässwand sich die bald mehr bald weniger dicke und daher für Gase schwerer durchlässige Horn- und Schleimschicht der Haut befindet. Dem entsprechend ist auch die Menge und das Gewicht der in 24 Stunden von der Haut ausgeschiedenen CO_2 sehr gering. Zur Bestimmung der Hautathmung bedient man sich desselben Verfahrens und derselben Apparate, wie bei der Untersuchung der Gesammtathmung (S. 66—70), und schliesst die Lungenathmung dadurch aus, dass man die Luftröhre des in einem abgeschlossenen Raum athmenden Thieres durch ein jenen Raum durchsetzendes Rohr nach aussen ableitet. Nach den Untersuchungen von Gerlach, Aubert, Fubini u. A. schwankt die Menge der in 24 Stunden von der Hautoberfläche des Menschen ausgeschiedenen CO_2 zwischen 4 und 8,5 Grm. Das Pferd scheidet nach Gerlach bei Ruhe 15—23 Grm. und bei Bewegung bis zu 82 Grm. CO_2 von der Hautoberfläche aus. Ausser der Körperbewegung soll auch Zunahme der Aussentemperatur die Grösse der durch die Haut ausgeschiedenen CO_2-Menge steigern. Ueber die Grösse der O-Aufnahme seitens der Haut liegen nur indirecte unzuverlässige Bestimmungen vor. Man wird wohl kaum fehlgehen, wenn man, auf Grund der für die CO_2-Ausscheidung erhaltenen Werthe, die Grösse der O-Perspiration zu $^1/_{100}$—$^1/_{150}$ des Gasaustausches in den Lungen (S. 70, 82) ansetzt. Bei den kleineren

Warmblütern ist der CO_2-Verlust durch die Haut meist noch geringer als beim Menschen und beim Pferd; so beträgt nach Regnault und Reiset beim Hund die CO_2-Ausscheidung durch die Haut nur $^1/_{250}$ von der durch die Lungen ausgegebenen CO_2. Ist aber die Grösse der gasförmigen Hautausscheidung so gering, so kann ihre Behinderung, wie sie infolge experimentell herbeigeführter Ueberfirnissung der ganzen Hautoberfläche warmblütiger Thiere gesetzt wird und meist den Tod zur Folge hat, nicht die Ursache des hierbei beobachteten tödtlichen Ausgangs sein; da ferner ausser Wasserdampf und CO_2 keine wesentlichen anderen Stoffe von der Haut abgegeben werden, so kann auch nicht von einer Retention solcher hypothetischen (bisher nicht nachgewiesenen) schädlichen Stoffe infolge unterdrückter Hautathmung (das sog. Perspirabile retentum) die Rede sein, vielmehr hängt, wie bei der Lehre von der thierischen Wärme dargelegt werden soll, der Tod ab von dem Sinken der Eigentemperatur der Thiere infolge stärkerer Wärmeabgabe seitens der gefirnissten Hautflächen.

Bei den Kaltblütern spielt die Perspiration zwischen dem Blut der Hautgefässe und der umgebenden Luft, zu welcher ihre feuchte, mit einem zarten Epithel besetzte Haut weit geeigneter ist, eine wichtige Rolle. Ja ihre ausgedehnte Perspiration kann die Lungenathmung so vollkommen ersetzen, dass man z. B. Fröschen die Lungen heraustreiben und abbinden kann, ohne dass deshalb die Thiere ersticken; ja ihr Gaswechsel ändert sich danach kaum merklich.

Die Wasserausscheidung durch die Haut, welche, wie bereits angeführt (S. 228), in 24 Stunden etwa $^1/_{75}$ des Körpergewichtes, also etwa ebensoviel als die Quantität des durch die Lungen abgegebenen Wasserdampfes (S. 66) beträgt, kommt wohl zum bei weitem überwiegenden Theil auf das mit dem Schweiss ausgeschiedene Wasser. Ein wie grosser Antheil davon auf Rechnung des aus dem Blut direct in die Atmosphäre abdunstenden Wasserdampfes zu setzen ist, lässt sich nicht entscheiden, da eine isolirte Auffangung des Schweisswassers und des direct aus dem Blut der Hautgefässe abdunstenden Wasserdampfes nicht möglich ist. Die dunstförmige Wasserabgabe ist auf der rechten Körperhälfte stärker als auf der linken. Bei Kindern ist nach Peiper die Perspiration absolut kleiner als bei Erwachsenen, relativ jedoch grösser. Bei Thieren ist über den Umfang der Wasserausdünstung durch die Haut nur wenig Sicheres festgestellt; nach Henneberg scheiden Ochsen im Tag 5—6 Kgrm. Wasser durch Re- und Perspiration aus, nach Sacc ein unthätiges Pferd etwa 10 Kgrm.; bei Thieren, die in Bewegung sind, mag die Menge um die Hälfte mehr, unter Umständen sogar das Doppelte betragen.

Schleim. Die Oberfläche jeder Schleimhaut ist mit einer wechselnden Menge eines zähen fadenziehenden Secrets, des sog. Schleims, bedeckt. Schleim wird von allen Schleimhäuten secernirt und zwar sowohl von den eigentlichen Schleimhäuten d. h. denjenigen, welche mit Schleimdrüsen besetzt sind (Nasen-, Kehlkopf-, Luftröhren- und Bronchialschleimhaut, die Schleimhaut des ganzen

Darmtractus und des Tractus urogenitalis) als von den drüsenlosen Schleimhäuten (Kiefer-, Stirnbein-, Trommel- und Keilbeinhöhlen), als endlich von den serösen Säcken der Gelenkhöhlen. Der Schleim ist geruch- und geschmacklos von alkalischer Reaction; er zeigt ein wechselndes Aussehen: bald ist er glasartig und durchsichtig, bald kaum durchscheinend, bald undurchsichtig oder trübe, und zwar hängt dies von der Menge der geformten Elemente ab, welche dem Schleim beigemengt sind derart, dass je reichlicher morphotische Elemente darin suspendirt sind, der Schleim um so mehr graugelblich und trübe wird. Von solchen Formelementen finden sich darin: Epithel- und Drüsenzellen der Schleimhäute, ferner Schleimkörperchen, den weissen Blutzellen ähnliche granulirte Zellen mit 3—5, auf Essigsäurezusatz deutlich hervortretenden Kernen, endlich freie Zellkerne und dem Schleim des Tractus respiratorius eigenthümlich: mit schwarzem Pigment (S. 72) erfullte Zellen. Die chemischen Bestandtheile sind: Wasser, Mucin, eine Spur Fett und Extractivstoffe, ferner etwas Albumin, dieses nicht constant; von anorganischen Salzen überwiegend Kochsalz, dann phosphorsaure Alkalien und Erden, Alkalisulfat und eine Spur von Eisenoxyd. Wasser ist im Schleim zu 88 bis 95 pCt. enthalten, Mucin zu 2—8 pCt. Von dem chemischen Verhalten des Mucin, welches vermöge seiner Eigenschaft, in Wasser stark aufzuquellen, dem Schleim seine eigenthümliche Consistenz verleiht, haben wir schon oben (S. 114) gehandelt. In erster Linie wird das Mucin von den Epithel- und Drüsenzellen der Schleimhaut gebildet, indem das Eiweiss ihres Protoplasma eine schleimige Umwandlung eingeht, wie sich dies nach Heidenhain's Fund besonders schön an den Zellen der Schleimdrüsen, der Submaxillar- und Orbitaldrüsen des Hundes verfolgen lässt (S. 117). Die physiologische Bedeutung des Schleims besteht wohl hauptsächlich darin, einen mechanisch und chemisch schützenden Ueberzug für die Schleimhäute und Gelenkhöhlen abzugeben. Im Uebrigen scheint er ein Auswurfsproduct, ein Excret zu sein. Von dem mit den Verdauungssäften (Speichel, Galle, Darmsaft) in den Darm ergossenen Schleim verlässt ein nicht unbeträchtlicher Theil den Körper mit dem Koth (S. 162); ja es ist fraglich, ob das Mucin im Darmcanal überhaupt Veränderungen unterliegt. Ebenso ist der Schleim des Respirationstractus (incl. Nase) wohl ausschliesslich ein Auswurfsproduct. Sind auch die Mengen des im Körper gebildeten und aus dem Körper ausgestossenen Schleims nicht sehr erheblich, so sind sie doch anderseits nicht unbedeutend, indess entbehren wir noch gänzlich der Kenntniss von der Grösse dieser Ausscheidung.

Thränenflüssigkeit. Alle Säugethiere, mit Ausnahme der Cetaceen, besitzen in jeder Augenhöhle eine bis zwei Thränendrüsen, welche tief im periorbitalen Fettgewebe gelegen mittels ihrer die Conjunctiva durchbohrenden Ausführungsgänge ihr Secret, die Thränenflüssigkeit über die vordere Fläche des Augapfels ergiessen. Die Bedeutung dieser Flüssigkeit als Schutzmittel zur Verhütung des Eintrocknens und Trübewerdens der Hornhaut, sowie die Bedingungen für die Secretion sollen später besprochen werden. Die Acini der Thränendrüsen schliessen sich, ihrem feineren Bau nach, dem der Parotis an, und wie an dieser (S. 118), so zeigen an jenen nach dem Fund von Reichel die Zellen nach anhaltender Thätigkeit morphologische Veränderungen. Während die Drüsenzellen im Ruhezustand nur mässig getrübt erscheinen, glatte oder unregelmässig zackige Kerne zeigen, sind sie nach längerer Absonderung im Ganzen verkleinert, sehr

stark getrübt, ihre Kerne rund. Die Thränenflüssigkeit ist dünnflüssig klar und farblos, von stark alkalischer Reaction und schwach salzigem Geschmack und enthält 98—99 pCt. Wasser, also nur 1—2 pCt. feste Bestandtheile. Von organischen Stoffen findet sich etwas Albumin, Schleim und Fett; unter den anorganischen Salzen Kochsalz, das die Hauptmenge bildet, und wenig Alkali- und Erdphosphat. Von morphotischen Elementen enthält die Thränenflüssigkeit spärliche Schleimkörperchen und losgestossene Epithelzellen der Augenbindehaut. Die Thränen scheinen beständig abgesondert zu werden; für gewöhnlich ist die Bildung der Thränen so gering, dass sie, nachdem sie sich über die Vorderfläche des Bulbus verbreitet haben, von den Thränencanälchen aufgesogen nach der Nasenhöhle abfliessen und sich hier dem Nasenschleim beimischen. Wird die Secretion, insbesondere beim Menschen unter dem Einfluss des Nervensystems, wie wir weiterhin sehen werden, so z. B. durch psychische Affecte, Schmerz, Freude etc. reichlicher, so genügen die engen Abzugscanälchen zur Entfernung des Secrets nicht, vielmehr fliesst dieses in Tropfen als „Thränen" über die Augenlider auf die Wangen über. Bei den übrigen Säugethieren wird wohl kaum je eine so starke Absonderung beobachtet, dass das Secret in Form von Thränen über das Gesicht hervorstürzt. Bei der geringen Grösse dieses Ausscheidungsproductes und seinem spärlichen Gehalt an festen Stoffen ist der Verlust, den der Körper durch die Ausstossung der Thränen erleidet, durchaus unbedeutend.

Es erübrigen endlich noch zwei wichtige Drüsenflüssigkeiten, der Samen und die Milch; beide sind nur in Bezug auf die Erhaltung der Gattung resp. die Ernährung anderer Individuen Secrete, aber als solche von hervorragender Bedeutung. Von dem Secret der männlichen Geschlechtsdrüsen, der Samenflüssigkeit oder Sperma und der Eiabsonderung der weiblichen Thiere werden wir im letzten Abschnitt handeln. Die durch diese Secrete bedingten stofflichen Verluste für den Körper können unter Umständen nicht unerheblich sein.

Die Milch.

Einen weder stetigen noch in bestimmten Zeiträumen wiederkehrenden, sondern nur eine Zeit lang hindurch bestehenden Posten im Budget des Haushaltes der weiblichen Säugethiere bildet die Milchsecretion. Schon gegen Ende jeder Schwangerschaft oder Trächtigkeit und eine geraume Zeit danach, 10—12 Monate und darüber scheidet das Mutterthier aus den an der vorderen Leibeswand gelegenen, in wechselnder Zahl zu 2—12 (bei Mensch, Affe, Elephant, Faulthier 2, bei Wiederkäuern und Dickhäutern 2—4, bei Carnivoren und Nagern bis 10, bei der Sau zu 8—22, meist zu 12) vorkommenden und in die Brustwarze ausmündenden Drüsencomplexen, den Milchdrüsen oder den Eutern, jenes Secret aus, das in erster Linie zur Ernährung des kindlichen Organismus bestimmt ist; hiervon ist auch der Name der ganzen Thierklasse als Säugethiere entlehnt.

Die Milch ist von weisser bis gelblichweisser Farbe, vollkommen

undurchsichtig, geruchlos und von einem eigenthümlich süssen Geschmack. Ihr specifisches Gewicht schwankt zwischen 1,025 und 1,034. Frisch entleert zeigt die Frauen-, Kuh- und Ziegenmilch in der Regel eine schwach alkalische oder neutrale, die der Fleischfresser, wie es scheint, immer eine schwach saure Reaction. Lässt man die Milch einige Zeit stehen, so steigt sehr bald eine dicke gelbliche Schicht, der Rahm an die Oberfläche. Bei längerem Stehen an der Luft wird die Milch zuerst neutral, dann allmälig schwach sauer. Dabei behält sie aber ihre flüssige Beschaffenheit. Je länger nun die Milch an der Luft und insbesondere bei höherer Temperatur steht, desto mehr nimmt die saure Reaction zu, und bei einem gewissen Grade der Acidität wird die Milch zuerst dickflüssig, weiterhin gerinnt sie zu einer Gallerte. Diese zieht sich allmälig zusammen und presst, ähnlich wie wir dies bei der Blutgerinnung gesehen haben (S. 7), die in ihr eingeschlossene Milchflüssigkeit, das Milchserum, eine nur wenig trübe Flüssigkeit aus sich heraus.

Zunächst enthält die Milch Wasser und zwar bei den verschiedenen Thieren zwischen 82—90 pCt. schwankend; es sind also darin 10—18 pCt. feste Stoffe. Unter letzteren finden wir organische und anorganische und zwar unter den organischen die Vertreter der drei hauptsächlichen Nährstoffe: Eiweiss, Fett und Kohlehydrate.

Unter den Eiweisskörpern, die zu 2—5 pCt. in der Milch enthalten sind, finden wir vorwiegend das Casein, ein Alkalialbuminat (S. 12), das durch die alkalischen Salze der Milch in Lösung gehalten wird, daher es durch blosses Erhitzen nicht gerinnt, sondern erst auf vorsichtigen Zusatz von Säure flockig ausfällt; in geringerer Menge daneben ein in der Hitze gerinnbares Albumin. Filtrirt man Milch unter erhöhtem Druck durch Thoncylinder, so wird das Casein zurückgehalten, während das Albumin hindurchgeht, das im Filtrat durch Erhitzen niedergeschlagen werden kann.

Das Fett ist in der Milch in emulgirter Form (S. 149) enthalten und zwar in Form der sog. Milchkügelchen. Unter dem Mikroskop sieht man dicht gedrängt feine und feinste Fettkügelchen, in der Kuhmilch von 0,002—0,01 Mm., in der menschlichen Milch von 0,002—0,005 Mm. Durchmesser. Aber selbst die feinsten Fetttröpfchen der Milch sind grösser als die staubförmig feinen Fetttheilchen des Chylus (S. 189). Die Emulgirung des Fettes bedingt einzig und allein das Casein: durch Thonzellen filtrirte caseinfreie Milch vermag nicht mehr Butter oder Oel zu emulgiren. Wie jede kleine Fettkugel bei der künstlichen mit Gummi hergestellten Emulsion von einer sehr dünnen Schicht der Gummilösung umgeben ist, welche an der Oberfläche des Fetttropfens durch Molecularattraction, sog. Oberflächenspannung haftet, so bewirkt in der Milch das Casein die Emulgirung durch Bildung einer nicht geronnenen Oberflächenschicht um die Fetttropfen. Alle chemischen und mechanischen Einwirkungen auf die Milch, welche Confluenz der Fetttropfen (Vorgang bei der Butterbereitung) oder leichtere Löslichkeit derselben in Aether (Zusatz von Alkalien) bedingen, bewirken dies durch Zer-

störung jener Hülle von Caseinlösung. In den ersten Tagen der Milchsecretion, also unmittelbar nach der Geburt oder dem Wurf finden sich reichlich in der Milch grosse runde maulbeerförmige Körperchen, die Colostrumkörperchen, bestehend aus einer Anzahl kleinerer oder grösserer Fetttröpfchen, die durch ein hyalines, in Essigsäure oder Alkalien quellendes Bindemittel zusammengehalten werden; sie sind meistens noch kernhaltig und amöboider Bewegung fähig; die Körperchen verschwinden beim Menschen in ungefähr 5 Tagen nach der Geburt. Unterbleibt das Säugegeschäft, so lassen sie sich nachweisen, so lange die Drüse überhaupt secernirt; so sind sie in der Frauenmilch noch 4 Monate nach der Geburt gesehen worden. Bei Kühen kommen vereinzelte Colostrumkörperchen noch während späterer Perioden der Lactation vor. Die Milchkügelchen sind in der Milch nur suspendirt; lässt man daher die Milch ruhig stehen, so steigen, wie in jeder künstlich hergestellten Emulsion, vermöge der geringeren Dichtigkeit des Fettes die Milchkügelchen an die Oberfläche und bilden hier je nach dem Fettgehalt der Milch eine mehr weniger dicke gelblichweisse Rahmschicht. Entfernt man daher die Rahmschicht, so hat die zurückbleibende Milch einen erheblich geringeren Fettgehalt als die frisch entleerte. Diese suspendirten Fetttröpfchen sind es auch, welchen die Milch ihre Undurchsichtigkeit und vermöge der allseitigen Reflexion des Lichtes an den Oberflächen der Milchkügelchen ihre weisse Farbe verdankt. Verdünnt man Milch mit Wasser, so geht das gesättigte Weiss mehr und mehr in ein bläuliches Weiss über und schliesslich wird die Milch durchsichtig, bei der Kuhmilch etwa beim Verdünnen mit der 70fachen Wassermenge. Entrahmte fettarme Milch hat daher eine bläulich weisse Farbe. Da die Fette leichter sind als Wasser (das spec. Gewicht des Butterfetts ist 0,94), so folgt daraus, dass die abgerahmte Milch ein höheres spec. Gewicht haben wird als die frische. Das spec. Gewicht der Milch erlaubt also durchaus keinen Schluss auf ihren Fettgehalt.

Die Fette der Milch sind wie alle thierischen Fette ein Gemenge von Olein, Palmitin, Stearin (S. 104), ferner von Capronin und Butyrin, den Triglyceriden der Capronsäure $C_6H_{12}O_6$ und der Buttersäure $C_4H_8O_2$; der Schmelzpunkt dieses Fettgemenges liegt zwischen 31 und 33° C. Die Frauenmilch enthält nach Lebedeff doppelt so viel Olein, als Palmitin und Stearin, während in der Kuhmilch sich beide zu fast gleichen Theilen finden, und zwar Olein zu $^2/_3$, Palmitin zu $^1/_3$ und Stearin zu $^1/_6$, endlich Butyrin und Capronin zusammen nur etwa zu $^1/_{14}$ des Fettgemenges. Bei den verschiedenen Thieren schwankt der Fettgehalt der Milch zwischen $2^1/_2$ und 6 pCt.

Wird der Rahm, der fast nur aus dichtgedrängten Milchkügelchen besteht, kräftig mechanisch bearbeitet, geschlagen, so werden die um jedes Milchkügelchen befindlichen Caseinhüllen zerrissen und nun fliessen die Fetttröpfchen zusammen und bilden eine gelbliche festweiche Masse, die Butter. Man bezeichnet deshalb wohl auch kurzweg die Milchfette als Butter. Die Milch, welche nach der Ausscheidung des Rahms verbleibt und die man als Buttermilch be-

zeichnet, enthält 9—10 pCt. feste Stoffe, darunter das gesammte Casein, den Milchzucker und die Milchasche, von den Milchfetten etwa noch 1 pCt. und etwas Milchsäure. Um die Milchfette möglichst vollständig zu gewinnen, wird die Milch nach Lefeld centrifugirt; die nach Entfernung des Fettes hinterbleibende Milch die sog. süsse Magermilch, enthält alle Bestandtheile der Milch unverändert, abzüglich der Butterfette, von denen nur $^1/_2$—1 pCt. darin geblieben ist.

Von Kohlehydraten findet sich in der Milch zu 4—6 pCt. der Milchzucker $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$, der sich vom Traubenzucker (S. 105) durch seine schwere Löslichkeit in Wasser und Alcohol und seine viel geringere Krystallisationsfähigkeit unterscheidet. Dieser Zucker geht unter dem Einfluss eines Fermentes, das in der Milch sei es schon präformirt ist — auch die direct aus dem Euter unter Luftabschluss aufgefangene und aufbewahrte Milch gerinnt — oder erst beim Stehen der Milch sich darin bildet, durch Gährung in Milchsäure über. Diese Gährung wird wie alle Fermentprocesse durch höhere Temperatur begünstigt, verläuft daher im Sommer erheblich schneller als bei Winterkälte. Die so entstehende Milchsäure neutralisirt zunächst das Alkali der Milch, dann lässt sie die Reaction der Milch in eine saure übergehen und bei einem bestimmten Grade der Säuerung fällt das nur durch die alkalischen Salze der Milch in Lösung gehaltene Casein aus, die Milch gerinnt. Indem die Gerinnung sich in allen Schichten der Flüssigkeit vollzieht, entsteht eine weiche Gallerte, die dann sich mehr und mehr zusammenzieht und ein nur leicht opalisirendes Milchserum ausstösst. Dieses Serum enthält ausser Wasser: das Albumin, den Rest des Milchzuckers, die freie Milchsäure, milchsaure Salze und die anorganischen Salze der Milch, von dem Fett kaum mehr als Spuren. Das ausfallende Casein reisst nämlich die mechanisch suspendirten Fettkügelchen nieder, es besteht also das Gerinnsel, der Käse, im Wesentlichen aus Casein + Fett. Das Milchserum nennt man auch Molken und unterscheidet die durch spontane Säuerung der Milch oder durch Zusatz einer Säure (Weinsteinsäure) abgeschiedenen Molken als saure Molken von den süssen Molken, welche man dadurch herstellt, dass man durch Hineinhängen der Magenschleimhaut junger Kälber, welche das sog. Labferment (S. 124) enthält, in die Milch das Casein ausfällt; hier bleibt der ganze Milchzucker als solcher erhalten, daher diese Molken auch süss schmecken. Die süssen Molken sind also Milch minus Casein und Fett.

Der Milchzucker, an sich nicht gährungsfähig, kann durch verdünnte Säuren (Schwefel-, Salzsäure), ja selbst Milchsäure zum Theil in eine direct der alcoholischen Gährung fähige Zuckerart: Galactose oder Lactose übergeführt werden. Wenn daher Milch auf Zusatz von Hefe langsam alcoholische Gährung eingeht, so beruht dies wohl darauf, dass zunächst Milchsäure entsteht, welche den Milchzucker zum Theil in Lactose verwandelt, worauf letztere durch die Einwirkung der Hefe in Alcohol und Kohlensäure gespalten wird.

Unter den anorganischen Salzen der Milch (im Mittel zu

0,6 pCt.) überwiegt, ähnlich wie in den Blutkörperchen (S. 18) und Muskeln Kali und Phosphorsäure über Natron und Chlor; die Salze bestehen hauptsächlich aus Kaliumphosphat, Calciumphosphat, Chlorkalium, geringen Mengen von Magnesiumphosphat und Spuren von Eisen. Es sind enthalten nach Bunge:

In 1000 Theilen:	Kali.	Natron.	Kalk.	Magnesia.	Eisenoxyd.	Phosphorsäure.	Chlor.
Frauenmilch ..	0,7	0,3	0,3	0,1	0,006	0,5	0,4
Kuhmilch	1,8	1,1	1,6	0,2	0,004	2,0	1,7

Es kommt also die Milchasche in ihrer Zusammensetzung der Asche der Blutkörperchen (S. 18) sehr nahe. Ferner enthält die Milch Gase und zwar nach Pflüger bis zu 7,6 pCt. CO_2, daneben nur Spuren von O und N.

Die Milch der verschiedenen Säugethiere enthält im Mittel einer Reihe von Analysen:

In 100 Theilen:	Kuh-	Ziegen-	Schafs-	Esels-	Stuten-	Schweine-	Frauen-
	Milch.						
Wasser	87,4	87,3	84,0	89,6	90,0	82,4	87,8
Feste Stoffe	12,6	12,7	16,0	10,4	10,0	17,6	12,2
Casein	2,9	3,0	} 5,3	} 2,3	} 1,9	} 6,1	} 2,5
Albumin	0,5	0,5					
Fett.....	3,7	3,9	5,4	1,6	1,1	6,4	3,9
Zucker	4,8	4,4	4,1	6,0	6,7	4,0	5,5
Salze.....	0,7	0,8	0,7	0,5	0,3	1,1	0,3

Es kommt also am nächsten der Frauenmilch die Eselsmilch, nur dass diese viel fettärmer ist; die Kuhmilch ist um $^1/_3$ reicher an Eiweiss, aber um $^1/_7$—$^1/_5$ ärmer an Zucker. Indem man die Kuhmilch mit $^1/_3$ Volumen Wasser verdünnt und Zucker zusetzt, kann man sie der Frauenmilch möglichst ähnlich machen.

Die Frauenmilch unterscheidet sich von der Kuhmilch auch noch durch einen sehr geringen Gehalt an anorganischen Salzen, ferner durch kleinere Fettkügelchen (S. 236), endlich durch qualitative Differenzen in der Caseingerinnung. Hier bildet das Kuhcasein derbe Coagula, während das Frauencasein feinflockig ausfällt; bringt man aber nach Dogiel Frauenmilch durch Zusatz von Salzen auf den Gehalt wie in der Kuhmilch, so fällt auch bei der Gerinnung der Frauenmilch das Casein als grobflockiger Niederschlag aus, wie aus der Kuhmilch. Auch wird das Frauencasein vom Magensaft wie von künstlicher Ver-

dauungsflüssigkeit leicht und fast vollständig gelöst (S. 124), während vom Kuhcasein $^1/_4$ ungelöst zurückbleibt. Das Casein der Stutenmilch nähert sich in seinen Eigenschaften dem der Frauenmilch. Höchst wahrscheinlich erklärt sich hieraus die Erfahrung, dass Säuglinge Muttermilch besser vertragen als Kuhmilch, noch eher als aus den Differenzen der quantitativen Zusammensetzung beider.

Wie wird die Milch gebildet? Dass die Milch nicht ein einfaches Transsudat des Blutes ist, geht schon aus ihrer chemischen Zusammensetzung hervor. Es finden sich darin reichlich Casein und Milchzucker, beides Stoffe, die im Blute nicht enthalten sind; es finden sich ferner darin reichlich Fette, die das Blut nur sehr spärlich enthält, und endlich ist auch die Asche der Milch quantitativ anders zusammengesetzt als die des Blutplasma (S. 13). Es ist die Milch als das Secret der Milchdrüsen, als das chemische Product der thätigen Drüsenzellen anzusehen, welche zwar das für die in ihnen stattfindenden chemischen Umsetzungen erforderliche Rohmaterial aus dem Blut beziehen, aber dies in eigenthümlicher Weise zu dem Secret verarbeiten.

Die Milchdrüsen sind nach dem Typus der zusammengesetzten acinösen Drüsen, ähnlich den Speicheldrüsen gebaut. Die Alveolen bilden laterale und terminale Ausbuchtungen der Ausführungsgänge; sie besitzen eine geschlossene Tunica propria, die Innenfläche der Alveolen wie der Gänge, in welche dieselben einmünden, ist von einer einfachen Lage von Zellen bedeckt, deren Gestaltung nach dem Funde Heidenhain's je nach den secretorischen Zuständen der Drüse ausserordentlich wechselt. Die Zellen stellen mehr weniger hohe Gebilde dar, welche der Wand bald mit breiter Basis aufsitzen, bald sich nach aussen verschmälern, sodass sie mit der Wandung nur durch einen schmalen Fortsatz zusammenhängen. An dem einen, dem Hohlraum zugewandten Ende geht bei der Secretion Abstossung und Verflüssigung des Zellleibes vor sich, sodass die Epithelien unmittelbar nach dem Absaugen flach und niedrig sind. Es scheint also während des Saugaktes der innere Theil der Zellen, in welchem man oft Fetttröpfchen sieht, für die Milchbildung verwerthet zu werden. Bei sehr reichlicher Ernährung und sehr häufiger Absaugung findet man die Zellen im höchsten Zustande des Wachsthums; es werden also die Metamorphosen, welche die Zellen bei der Milchbildung durchmachen, durch das Säugen beschleunigt. Hiernach ist die frühere Anschauung, nach welcher die Milch durch den Zerfall der fettig umgewandelten Drüsenzellen entsteht, wonach also die Milch geradezu das fettig aufgelöste Organ sein sollte, nicht mehr zutreffend. Vielmehr ist die Bildung der Milch und die mit der Drüsenthätigkeit einhergehenden morphologischen Veränderungen der Drüsenzellen ganz analog denjenigen Vorgängen, wie sie sich bei der Bildung des Mund- und Bauchspeichels abspielen (S. 117 und S. 147).

Die Milchsecretion ist eine der bedeutendsten Leistungen des Organismus. Die Grösse des Milchertrages ist von einer Reihe von Momenten abhängig, vorerst und vor allem von der Entwicklung der Milchdrüse. Da die Bildung des Secrets zu dem Wachsen und Schwinden der Drüsenzellen in Beziehung steht, so ist diese übereinstimmend constatirte Erfahrung auch verständlich. Bei gleichem

Futter produciren zwei Kühe von der gleichen Race und dem nämlichen Körpergewicht sehr ungleiche Mengen Milch, wenn ihre Milchdrüsen verschieden stark entwickelt sind. Es ist deshalb nicht angängig, eine mittlere Ausscheidungsgrösse anzugeben. Frauen produciren pro Tag zwischen 1 und $1^1/_3$ Liter Milch. Der höchste Ertrag an Milch bei Kühen beträgt 24 Liter = 25 Kgrm. Milch mit etwa 3 Kgrm. fester Bestandtheile. Nun beträgt aber das höchste Gewicht der Milchdrüsen kaum 5 Kgrm. mit 24 pCt. Trockensubstanz, einem Gesammtgehalt an festen Stoffen von 1,2 Kgrm entsprechend. Demnach secerniren günstigen Falles die Milchdrüsen pro Tag $2^1{}_2$ mal ihr eigenes Gewicht an festen Stoffen. Ziegen geben täglich $^1/_2$ bis 1 Liter Milch, Schafe 1 Liter und darüber.

Da eine entwickelte Drüse viel, eine unentwickelte bei gleicher Nahrungszufuhr in den Darm wenig Milch bildet, so ist die Zeit, die seit der Geburt oder dem Wurf verflossen ist, für die Menge der Milch bestimmend, insofern die Entwicklung der Drüse kurz nach dem Ende der Schwangerschaft ihren Höhepunkt erreicht und dann, wenn auch nur ganz allmälig zurückgeht. Dem entsprechend sinkt auch mit der Dauer der Lactation ganz allmälig der Milchertrag und der Gehalt der Milch an festen Stoffen. Die Lactationsperiode währt beim menschlichen Weibe und bei der Kuh etwa 10, beim Schaf und der Ziege rund 4 Monate.

Nach Vernois und Becquerel nimmt bei der Frauenmilch der Casein- und Fettgehalt bis zum zweiten Monat nach der Geburt zu, dagegen der Zucker schon im ersten Monat ab. Im 5.—7. Monat nimmt auch das Fett ab, das Casein erst vom 9. oder 10. Monat; die Salze nehmen in den ersten 5 Monaten zu, in den folgenden progressiv ab.

Bei der Ziege sinkt mit der Dauer der Lactation nach Stohmann der Caseingehalt zuerst etwas, hält sich dann eine Zeit lang constant und steigt später bedeutend an; der Buttergehalt sinkt im Allgemeinen mit der Zeit.

Es sei hier auch gleich des Unterschiedes zwischen der Colostrummilch (1.—5. Tag nach der Geburt) und der späteren Milch vom 7. Tage ab gedacht.

In 100 Theilen:	Wasser.	Eiweiss.	Fett.	Zucker.	Salze.
Colostrummilch	86,4	5,3	3,4	4,5	0,4
Milch	87,8	2,5	3,9	5,5	0,3

Die Colostrummilch ist also reicher an festen Stoffen, hauptsächlich an Eiweisskörpern, und zwar bestehen letztere meist aus Albumin und nur aus wenig Casein; weiterhin nimmt das Casein auf Kosten des Albumin zu und schon am 7. Tage nach der Geburt finden wir in der Milch vorherrschend Casein, wenig Albumin. Dagegen ist der Zuckergehalt der Colostrummilch kleiner.

Da die Grösse der Secretion, wie erwähnt, von der Entwicklung der Milchdrüsen abhängt, so kommt die Nahrung, die dem milchen-

den Thiere zugeführt wird, erst in zweiter Linie in Betracht, insofern durch sie die bei der Thätigkeit einer allmäligen Auflösung anheimfallenden Drüsenzellen wiederaufgebaut werden sollen. Das Hauptmaterial, aus dem sich alle zelligen Elemente, alle Protoplasmen regeneriren, ist das Eiweiss, daher ist auch kein Nährstoff auf die Milchbildung von einer Einwirkung, die mit der des Eiweiss zu vergleichen wäre. Steigerung der Eiweisszufuhr oder besser gesagt der Eiweissausnutzung im Darm wirkt sowohl auf die Grösse des Milchertrages im Ganzen als auf den Gehalt der Milch an ihren wesentlichen Bestandtheilen, und zwar in erster Linie auf ihren Gehalt an Fett, weniger auf den Reichthum an Eiweisskörpern. Wir werden später bei Betrachtung der Zersetzungsvorgänge im Allgemeinen sehen, dass fast überall, wo Eiweiss zerfällt, aus den N-losen Atomgruppen des Eiweiss sich Fett abspaltet. In der That geht auch aus Versuchen von Subottin und Kemmerich an milchenden Hündinnen hervor, dass die Milchfette aus Eiweissstoffen sich abspalten, da Fleischnahrung den Buttergehalt der Milch ausserordentlich erhöht.

Bei sehr dürftiger (eiweissarmer) Ernährung während der Belagerung von Paris fand Decaisne in der Frauenmilch nur 11,7 pCt. feste Stoffe und davon 3 pCt. Butter, 2,4 pCt. Casein, 6,1 pCt. Zucker, späterhin bei sehr eiweissreicher Nahrung 14,2 pCt. feste Stoffe und darunter 4,5 pCt. Butter, 2,7 pCt. Casein, 6,7 pCt. Zucker. Schon vor 40 Jahren fand Franz Simon beim Uebergang von einer sehr spärlichen Diät zu sehr fleischreicher Nahrung die festen Stoffe in der Frauenmilch von 9 auf 12 pCt. und den Buttergehalt von 1 auf 3,4 pCt. ansteigen. Ebenso stieg bei Ziegen nach Weiske bei reichlicherer Zufuhr von Eiweiss die tägliche Milchmenge um 40 pCt., der Fettgehalt von 2,7 auf 3,1 pCt. und der Gesammtfettgehalt der Tagesmilch von 20 auf 33 Grm. Umgekehrt sank in Fütterungsreihen von J. Munk an Ziegen bei Verminderung der Eiweisszufuhr um etwa 15 pCt. die Milchmenge um 18 pCt., die festen Stoffe um 27 pCt., der Gesammtfettgehalt nur um knapp 10 pCt., dagegen die Zuckermenge um 23 pCt. Für Kühe hat G. Kühn angegeben, dass das relative Verhältniss von Casein und Fett nicht in so hohem Grade durch die Eiweisszufuhr beeinflusst werde. Der Erfolg gesteigerter Ernährung zeige sich hier erst nach einiger Zeit und zwar zumeist in der ersten Periode der Lactation. Um daher bei Kühen und Ziegen einen hohen Milchertrag und reichen Fettgehalt der Milch zu erzielen, gibt man zu genügenden Mengen von Wiesenheu ein eiweissreiches Beifutter: Mehl, Kleie etc.

Zusatz von Fett zur Nahrung scheint den Fettgehalt der Milch eher zu verringern, wenn nicht gleichzeitig genügend Eiweiss in der Nahrung enthalten ist. Das Nahrungsfett macht erst dann den Fettgehalt der Milch ansteigen, wenn die übrigen Nahrungsbestandtheile ohne den Fettzusatz für die Erhaltung eines kräftigen Ernährungszustandes im Allgemeinen, also auch für die Entwicklung der Milchdrüsen, für die Neubildung der Drüsenzellen genügend sind.

Auf die Menge des Milchzuckers in der Milch des Fleischfressers haben die Kohlehydrate der Nahrung keinen Einfluss. Aber auch bei den Pflanzenfressern ist kein besonderer Einfluss der Kohlehydrate in dieser Beziehung zu bemerken, da bei zu viel Kohlehydraten

in der Nahrung meist verhältnissmässig zu wenig Eiweiss vorhanden ist, als für die rege Neubildung der Drüsensubstanz benöthigt ist. Dass übrigens der Milchzucker, mindestens zum grossen Theil, von den Eiweissstoffen abstammt, geht daraus hervor, dass auch bei ausschliesslicher Fleischnahrung Hündinnen in ihrer Milch einen erheblichen Zuckergehalt haben.

Jede Portion Milch, welche einer gefüllten Brustdrüse bis zu ihrer Entleerung entzogen wird, hat einen im Allgemeinen mit der Entnahme ansteigenden Fettgehalt und zwar auch, wenn die Portion noch so klein ist. Beim Melken in Absätzen, „gebrochenes Melken", steigt auch bei der Kuhmilch die Fettzunahme recht beträchtlich an. Der Buttergehalt der Abendmilch bei Kühen und Ziegen ist bis zum Doppelten grösser als derjenige der Morgenmilch. Im Sommer liefern die Kühe mehr und butterreichere Milch als im Winter.

Es zeigt auch die Race einen unverkennbaren Einfluss auf die Grösse des Milchertrages und den Gehalt der Milch an festen Stoffen, sehen wir ja auch trotz gleicher Grösse und gleicher Ernährung der Thiere die Milchdrüsen bei Individuen verschiedener Race verschieden gut entwickelt. So zeigten von ziemlich gleich schweren Individuen verschiedener Race bei der nämlichen Fütterung:

	Feste Stoffe	Eiweiss	Fett	Zucker
Schweizer Kühe eine Milch mit	14,8 pCt.	davon 2,5 pCt.	7,1 pCt.	4,6 pCt.
Tyroler „ „ „ „	18,3 „	„ 5,0 „	8,0 „	4,8 „
Holländer „ „ „ „	16,0 „	„ 4,2 „	6,9 „	4,4 „

Was den Einfluss des Alters des milchenden Thieres auf die Güte der Milch anlangt, so haben die Untersuchungen von Becquerel und Vernois ergeben, dass bei der Frauenmilch die Menge der festen Stoffe mit dem Alter der Frauen abnimmt. Am grössten ist der Gehalt an festen Stoffen (13 pCt.) bei Frauen von 15—20 Jahren, am geringsten (10,5 pCt.) bei Frauen zwischen 35 und 40 Jahren. Die Abnahme trifft zumeist den Buttergehalt, der von 3,7 bis auf 2,2 pCt. heruntergeht.

Der Einfluss der Entwöhnung, der Sistirung des Säugegeschäftes zeigt sich darin, dass schon 2 Tage nach der Entwöhnung der Gehalt der Milch an festen Stoffen um $^1/_3$, der an Casein um $^3/_6$ und an Milchzucker um $^1/_4$ abnimmt.

Während der Menstruation, der durch einen Blutabgang aus den Genitalien sich manifestirenden periodischen Reifung und Lösung eines Eies aus dem Eierstock, wird die Milch reicher an festen Stoffen.

In die Milch gehen von eingeführten Arzneimitteln über: Jod, Eisen, Opium und eine Reihe von Farbstoffen (Färberröthe, Cochenille). Bei Fütterung von Kühen mit Oelkuchen (Leinöl, Rüböl) nimmt die Milch einen eigenthümlich öligen Geschmack an, die Butter ist gelbgefärbt und schmeckt ranzig; die Milch von Kühen, welche Laucharten und gewisse Doldenpflanzen gefressen haben, nimmt den Geruch und Geschmack jener Pflanzen an.

Die sog. Haltung der Thiere beeinflusst die Grösse des Milchertrages in unzweifelhafter Weise. Durch Muskelarbeit wird nach Fleischmann der Milchertrag erniedrigt, doch bei mässiger Arbeit nur wenig und häufig zum Vortheil der festen Stoffe in der Milch. Aber die Muskelthätigkeit greift auch noch mittelbar auf die Milch-

secretion durch ihren Einfluss auf Athmung, Kreislauf, vielleicht auch auf die Verdauung und Ausnutzung der Nährstoffe ein und setzt dadurch Veränderungen, welche eine Zunahme der Milchmenge bedingen können. Bei mässiger Muskelthätigkeit oder Bewegung überwiegen die günstigen mittelbaren Folgen, bei starker Muskelarbeit die ungünstigen unmittelbaren Folgen. So kann mässige Bewegung nach einer Beobachtung von H. Munk sowohl den Milchertrag als den Gehalt der Milch an festen Stoffen, insbesondere an Casein und Fett, erhöhen. Jedenfalls ist eine Abnahme des Milchertrages, wenn die Thiere zum Tränken aus dem Stall geführt werden, durchaus nicht zu fürchten. Die ärztliche Erfahrung lehrt im Einklang damit, dass mässige Bewegung säugender Frauen eher von Vortheil für die Quantität und Qualität der gelieferten Milch ist.

In wie weit das Nervensystem die Milchsecretion beeinflusst, wird in der speciellen Nervenphysiologie Gegenstand der Erörterung bilden.

Aus der Milch der Steppenstuten oder auch wohl aus der der Kühe wird dadurch, dass man dieselbe durch Zusatz von Hefe in alcoholische Gährung versetzt (S. 105), ein eigenthümliches geistiges Getränk, Kumys genannt, bereitet. Es enthält etwa 10 pCt. fester Stoffe und zwar 2—3 pCt. Alcohol, je 2 pCt. Fett und Zucker, 1 pCt. Milchsäure und 1—2 pCt. Casein; ausserdem etwa 1 Volumproc. CO_2.

8. Einnahmen und Ausgaben des Thierkörpers; Bilanz des thierischen Haushaltes.

Der thierische Organismus gibt dauernd aus

durch die Lungen: Kohlensäure und Wasserdampf
durch die Nieren: Harnstoff, Harnsäure etc., Wasser, Salze
durch die Haut: wenig Kohlensäure, Wasser, Talg,

ferner von der Oberfläche der Haut und der Schleimhäute die sich abstossenden Epidermoidalgebilde (Haare, Nägel, Wolle etc.) und Schleim. Ferner erleidet der Körper zeitweilige nicht unerhebliche Verluste durch die Milch, die Samenflüssigkeit und die Eier.

Der Organismus nimmt dafür auf

durch die Lungen: Sauerstoff
mit der Nahrung: Wasser, Salze, Eiweissstoffe, Fette, Kohlehydrate

und zwar die Bestandtheile der Nahrung abzüglich der des Kothes (S. 163) Es handelt sich nun darum, Einnahmen und Ausgaben mit einander zu vergleichen, also die Bilanz des thierischen Haushaltes zu ziehen und festzustellen, wie gross müssen die Einnahmen des Thierkörpers sein, um die mit dem Ablauf der Lebensprocesse verbundenen nothwendigen Ausgaben zu decken, sodass der Körper ungeachtet des unablässigen Zerfalls der ihn zusammensetzenden Substanzen auf seinem stofflichen Bestand bleibt, also weder Gewichtszunahme noch -Abnahme

im Ganzen wie in seinen einzelnen Theilen, den Organen und Gewebsflüssigkeiten zeigt. Sodann wird uns die Frage beschäftigen, wie müssen die Einnahmen qualitativ und quantitativ beschaffen sein, wenn dadurch nicht nur die Ausgaben gedeckt werden sollen, sondern noch eine Zunahme des Körpers im Ganzen wie einzelner Gewebe, insbesondere also z. B. Mästung erzielt werden oder ein Wachsthum des jugendlichen Organismus ermöglicht sein soll?

Chemische Zusammensetzung des Thierkörpers. Die wesentlichen Stoffe sind, nach ihrem quantitativen Vorkommen geordnet: Wasser, Eiweiss (+ leimgebende Substanz), Fett und Mineralsalze (Aschebestandtheile). Die daneben vorkommenden, N-haltigen, wie Harnstoff, Harnsäure, Kreatin u. A., betragen ebenso wie die N-freien (Glycogen, Zucker) insgesammt nur höchstens 1 pCt. des Körpergewichtes, sodass sie ohne erheblichen Fehler ausser Rechnung gelassen werden können. Nach den Bestimmungen von Volkmann, E. Bischoff u. A. bestehen 100 Th. Mensch im Mittel aus 64 Th. Wasser, 16 Th. Eiweiss (+ Leim), 14 Th. Fett und 5 Th. Asche. Da die Muskeln 42—43 Th. des Gesammtkörpers ausmachen und selbst 21 pCt. Eiweiss und 75 pCt. Wasser enthalten, ist rund die Hälfte des gesammten Körpereiweiss sowie mehr als die Hälfte des gesammten Körperwassers in den Muskeln aufgespeichert.

Principien für die Ermittlung des Gesammtstoffwechsels. Die Bilanz des Wassers ergibt sich, wenn man von dem mit dem Getränk direct und mit der Nahrung eingeführten Wasser diejenigen Wassermengen abzieht, welche mit dem Harn, dem Koth und der Respiration den Körper verlassen. Die Berechnung des zersetzten Eiweiss basirt auf der von Bischoff und Voit für den Carnivoren und den Menschen ermittelten Thatsache, dass die N-Ausscheidung durch den Harn ein directes Maass für die Grösse des Eiweissumsatzes abgibt, indem alles zersetzte Eiweiss (vorausgesetzt dass die Thiere nicht in der Lactation sich befinden) in Form von N-haltigen Endproducten, wie Harnstoff, Harnsäure etc. aus dem Körper einzig und allein durch den Harn austritt. Die Menge des mit der Nahrung resorbirten Eiweiss ergibt sich aus der Differenz des Stickstoffs in der Nahrung und im Koth. Da das Eiweiss 16 pCt. Stickstoff enthält, so entspricht 1 Th. Stickstoff : 6,25 Th. Eiweiss. Zieht man ferner nach Pettenkofer und Voit von der Gesammtausscheidung an Kohlenstoff (durch Harn, Koth und Respiration) die dem umgesetzten Eiweiss entsprechende Kohlenstoffmenge (Eiweiss enthält 53,6 pCt. C) ab, so ergibt der Rest den Kohlenstoff, der dem zerstörten resp. zum Ansatz gelangten Körperfett (dies ist ja der wesentlichste C-haltige, N-freie Bestandtheil des Thierkörpers) entspricht. Da die Fette im Mittel 76,5 pCt. C enthalten, so hat man den für den Kohlenstoff des Fettes gefundenen Werth einfach nur mit 1,3 zu multipliciren, um die entsprechende Fettmenge zu erhalten. Die Bilanz der anorganischen Salze ergibt sich aus dem Vergleich der mit der Nahrung eingeführten Salze mit der Summe der Salze, welche durch Harn und Koth den Körper verlassen.

Nach einem Vorschlage von Voit berechnet man den Harnstickstoff, statt auf Eiweiss, auf zersetztes Körpergewebe, als dessen Typus man das Muskelfleisch nimmt: dieses enthält durchschnittlich 3,4 pCt. N, sodass je 1 Grm. N im Harn etwa 30 Grm. zersetztes „Fleisch" entspricht.

Für das Verständniss empfiehlt es sich, von der Betrachtung des Stoffwechsels im Hungerzustand auszugehen, also demjenigen Zustand, in welchem die Einnahmen des Körpers einzig und allein in dem eingeathmeten Sauerstoff der atmosphärischen Luft bestehen (absolute Inanition oder absolute Carenz) oder höchstens noch geringe Wassermengen aufgenommen werden. Bidder und Schmidt haben solche, den Gesammtstoffwechsel berücksichtigenden Versuche an einer Katze, Bischoff, Voit und Pettenkofer am Hund und am Menschen, J. Ranke, endlich Senator, Zuntz und J. Munk am Menschen ausgeführt. Es zeigte sich zunächst, dass die der Inanition ausgesetzten Thiere infolge der durch die Zersetzung ihrer Körperbestandtheile bedingten Ausscheidungen eine Abnahme an Körpersubstanz, einen Gewichtsverlust erleiden, der an den ersten Hungertagen am bedeutendsten ist, dann eine Zeit lang ziemlich gleichmässig abläuft, um später immer kleiner zu werden. Aus der Constanz des Verhältnisses der N-Ausscheidung durch den Harn zum Körpergewicht geht hervor, dass der hungernde Organismus, wenn er von seiner eigenen Körpersubstanz zehrt, um so mehr davon verbraucht, je mehr er besitzt. Erwachsene Hunde sterben erst, wie schon ältere Versuche von Chossat (S. 102) zeigen, wenn sie etwa $^2/_3$ ihres Körpergewichtes verloren haben, jüngere nach Verlust von nur $^1/_2$, ganz junge Hunde schon nach einem Verluste von nur $^1/_3$ ihres Körpergewichtes. Der über 3 Jahr alte Hund von F. A. Falck lebte bei absoluter Carenz 61 Tage. Die N-Ausscheidung durch den Harn wird vom 3.—5. Hungertage ab ziemlich constant; sie steht in einem constanten Verhältniss zu dem jeweiligen Körpergewicht und nimmt daher, letzterem parallel laufend, bis zum Tode hin langsam ab. Im Anfang sinkt die Kohlensäure-Ausscheidung stärker ab als der Sauerstoffverbrauch; sehr bald, schon am 3. Tage erreichen beide, bezogen auf die Einheit des Körpergewichtes, nach Zuntz einen Minimalwerth, unter den sie nicht weiter absinken. Von der Gesammtausscheidung an Wasser kommen beim hungernden Menschen 41 pCt. auf Re- und Perspiration, 59 pCt. auf den Harn; beim hungernden Hunde dagegen 70 resp. 30 pCt.

Bei der hungernden Katze von Voit, die nach einer Abnahme ihres Körpergewichtes um $^1/_3$ starb, betrug der Gewichtsverlust von je 100 Th. frischem Organ:

Fett.	Milz.	Leber.	Muskeln.	Blut.	Nieren.	Darm.	Knochen.	Hirn.
97	67	54	31	27	26	18	14	3

Nach den Bestimmungen von Pettenkofer und Voit verliert ein grosser, 33 Kgrm. schwerer Hund pro Tag 500 Grm. von seinem Körpergewicht und zersetzt dabei 6 Grm N und 100 Grm. C, entsprechend 38 Grm. Eiweiss und 100 Grm. Fett, oder rund 1 Grm. Eiweiss (6 Grm. „Fleisch") und 3 Grm. Fett pro Körperkilo. Kleine Hunde verbrauchen erheblich mehr Körpereiweiss pro Kilo Thier, bis dreimal so viel als grosse. Nach Rubner hängt dies grossentheils davon ab, dass je kleiner das Thier, desto relativ grösser die Körperoberfläche und somit auch der Wärmeverlust durch Abkühlung: dem grösseren Wärmeverlust muss, soll die Eigenwärme des Thieres constant bleiben, die Wärmebildung sich anpassen, daher der grössere Eiweissverbrauch. Erhält das hungernde Thier Wasser, so erfolgt dadurch eine Steigerung der N-Ausscheidung durch den Harn.

An einem 24 Stunden hungernden Menschen (von 71 Kgrm. Körpergewicht) fanden Pettenkofer und Voit den täglichen Verlust zu 890 Grm. Wasser, 78 Grm. Eiweiss, 215 Grm Fett oder rund 1 Grm. Eiweiss und 3 Grm. Fett pro Körperkilo. Je fettreicher das Individuum, um so kleiner ist dessen Eiweissconsum, je fettärmer, um so grösser. Daher fand bei einem fetten Mann von 71 Kgrm. und am zweiten Hungertage Ranke einen Verbrauch von nur 50 Grm. Eiweiss und 205 Grm. Fett, bei einem mageren Manne von nur 57 Kgrm. dagegen Zuntz und J. Munk am 1. Hungertage einen Verbrauch von 88 Grm. Eiweiss und 160 Grm. Fett, am 5. Hungertage einen Verbrauch von 69 Grm. Eiweiss und 125 Grm. Fett. Scherer und Schultzen haben beim längere Zeit hungernden Menschen eine tägliche Ausscheidung von nur 3—4,5 Grm. Stickstoff, entsprechend einem Verbrauche von 17—27 Grm. Eiweiss beobachtet. Der Gewichtsverlust beim Hunger trifft zu $^2/_3$ auf Abgabe von Wasser, zu $^1/_{12}$ auf Verlust von Körpereiweiss, zu $^1/_4$ auf Körperfett. Nimmt daher das hungernde Thier so viel Wasser auf, als es ausscheidet, so büsst es täglich nur $^1/_3$ so viel an Substanz ein, als ohne Wasser. Daher wird die absolute Inanition schlechter vertragen, als wenn dabei Wasseraufnahme ermöglicht ist (S. 102). Wie die Carnivoren, so können auch Menschen um so länger die Inanition ertragen, je langsamer ihr Stoffwechsel ist d. h. je älter sie sind. Kinder erliegen bekanntlich dem Hungertode früher als Erwachsene; am längsten ertragen ältere noch ziemlich kräftige Leute die Nahrungsentziehung.

Ueber den Stoffwechsel der Herbivoren im Hungerzustande liegen nur wenige Erfahrungen vor. Aus der Versuchsreihe von Grouven am Ochsen ergibt sich das bemerkenswerthe Resultat, dass die grossen Herbivoren weniger Körpereiweiss in der Carenz verbrauchen und zwar pro Körperkilo nur etwa halb so viel als der hungernde Hund. Und doch vertragen Herbivoren die Inanition weniger lange als Carnivoren. Zunächst sinkt schon in den ersten Hungertagen das Gewicht rapide, was wohl so zu deuten ist, dass die reichlichen im Darm vorher angehäuften Futtermassen, welche bis zu 30 pCt. des Körpergewichtes betragen können, soweit sie

für den Organismus unverwerthbar, in den ersten Hungertagen allmälig mit den Faeces ausgestossen werden, während ausserdem die Körpersubstanz selbst mangels Zufuhr neuer Nahrung Verluste erleidet. Ungeachtet dessen sollen Pferde den Hunger bis zu 14 Tagen ohne dauernde Schädigung ertragen können, vorausgesetzt dass ihnen Wasser nach Belieben gegeben wird; dauert die Inanition über 14 Tage, so vermag danach selbst reichliche und gute Fütterung sie nicht mehr am Leben zu erhalten, sie erliegen allmälig der Erschöpfung. Der Tod tritt beim hungernden Pferde erst zwischen dem 20. und 30. Hungertage ein: ein 405 Kgrm. schweres Pferd, dass nach 30tägiger Inanition starb, hatte nach Colin 80 Kgrm., also nur $^1/_5$ seines Körpergewichtes eingebüsst. Kleine Herbivoren, z. B. Kaninchen, verbrauchen dagegen nach Rubner etwa 6mal so viel Körpereiweiss, als die grossen (Ochs, Pferd), ziemlich ebenso viel wie gleich schwere Carnivoren (Hunde). Nach Finkler nimmt auch bei ihnen (Meerschweinchen) die CO_2-Abgabe schneller ab, als der O-Verbrauch, sodass der respiratorische Quotient von 0,9 bis auf 0,7 sinkt, wie beim Fleischfresser, zum Zeichen, dass während der Fütterung vorzugsweise Kohlehydrate, beim Hunger vorzugsweise Fleisch und Fett zersetzt werden (S. 82).

Stoffwechsel gefütterter Thiere. Ein Hund verbraucht im Hungerzustand täglich eine gewisse Menge von seinem Körpereiweiss („Fleisch") und Körperfett. Man könnte nun meinen, dass man den Hund dadurch auf seinem Eiweissstand (und auf seinem Körpergewicht) erhalten kann, wenn man ihm für die Eiweissmenge, welche er bei Inanition von seinem eigenen Körper verbraucht, das Aequivalent z. B. in Form von Fleisch mit der Nahrung zuführt. Indess trifft diese Vorstellung in Wirklichkeit nicht zu. Indem den Zellen des Körpers Eiweiss zugeführt wird, ändern sich alsbald auch die Bedingungen des Zerfalls: es wächst der Eiweisszerfall und damit die Harnstoff- resp. Stickstoffausscheidung durch den Harn, sodass ungeachtet der Zufuhr einer dem in der Inanition ausgeschiedenen Harnstickstoff äquivalenten Eiweissmenge der Hund von seinem Körpereiweiss zusetzt. Vielmehr muss dem Hund mindestens $2^1{}_2$mal so viel Stickstoff in Form von Eiweiss mit der Nahrung gegeben werden, als er im Hungerzustand an Stickstoff ausgeschieden hat, wenn er sich auf seinem Eiweissstand oder, wie man sagt, im N-Gleichgewicht erhalten soll. Die kleinste Fleischmenge, durch welche das Stickstoffgleichgewicht erreicht wird, nennt man das „Erhaltungsfutter". Nach Voit muss dem Hund 7—8 Grm. Eiweiss oder 40—50 Grm. Fleisch pro Körperkgrm. und Tag zugeführt werden, oder mit anderen Worten: eine $^1/_{20}$—$^1/_{25}$ seines Körpergewichtes entsprechende Fleischmenge. Unter diesen Umständen befindet er sich etwa im N-Gleichgewicht und im Gleichgewicht zwischen Einnahmen und Ausgaben. Von dem mit der Nahrung und dem Getränk aufgenommenen Wasser wird nur sehr wenig durch den Darm, etwa 70 pCt. durch den Harn und 27 pCt. durch Re- und Perspiration ausgeschieden (S. 203). Es ist bemerkenswerth, dass im Hungerzustande sich diese Verhält-

nisse geradezu vollständig umkehren (S. 246). Fast der gesammte Stickstoff geht in Form von Harnstoff (zum geringen Theil in Form der dem Harnstoff nahestehenden N-haltigen Stoffe, wie Harnsäure, Kreatinin etc.) durch die Nieren heraus, während umgekehrt etwa $^4/_5$ vom Kohlenstoff durch die Lungen und nur $^1/_5$ durch den Harn den Körper verlassen. Endlich erscheinen von dem aufgenommenen Sauerstoff etwa 80 pCt. in Form von CO_2 in der Exspirationsluft (S. 82). Erhält ein Hund mehr Fleisch als $^1/_{20}$ seines Körpergewichtes, so setzt er „Fleisch" d. h. eiweisshaltige Körpersubstanz an; er scheidet in Form von Harnstoff weniger Stickstoff aus, als das zugeführte Fleisch enthält. Dadurch wird er „fleischreicher", und hiermit steigt auch sein Eiweissumsatz, sodass er nunmehr zur Erhaltung seines Eiweissstandes oder des N-Gleichgewichtes einer reichlicheren Fleischzufuhr bedarf. Um daher bei reiner Fleischfütterung Ansatz zu bewirken, ist eine fortwährende Steigerung der Fleischzufuhr erforderlich. Schliesslich gelangt man bei stetiger Steigerung der täglichen Eiweisszufuhr zu einer Fleischration, die der Hund nicht mehr zu verzehren mag, seine Fresslust nimmt ab und damit auch bald sein Körpergewicht. In dem Maasse, als nunmehr seine Fleischmasse abnimmt, bedarf er auch wieder nur einer geringeren Fleischzufuhr. Jedenfalls hat es hiernach seine Schwierigkeit, durch ausschliessliche Fleischfütterung einen Eiweissansatz d. i. Zunahme des Körperfleisches zu erzielen. Ausser Eiweiss (Fleisch) verliert aber das hungernde Thier auch noch von seinem Fett am Körper (S. 247). Voit und Pettenkofer haben nun gezeigt, dass bei kleineren Gaben von Fleisch der Körper ihres 30 Kgrm. schweren Hundes noch Eiweiss und Fett einbüsste, dass aber mit steigenden Fleischmengen der Verlust an beiden Stoffen immer geringer wurde, bis endlich mit etwa 8 Grm. Eiweiss pro Körperkgrm. der Eiweiss- und Fettbestand des Körpers erhalten blieb. Wenn es hiernach auch möglich ist, einen gut genährten Hund mit reinem Fleisch, also mit einer nur aus Wasser, anorganischen Salzen und Eiweiss — die geringen Mengen von Fett und Kohlehydraten (S. 107) sind kaum zu berücksichtigen — bestehenden Nahrung auf die Dauer zu erhalten, so gelingt dies nicht, sobald das Thier schlecht genährt und fettarm ist, weil je fettärmer das Thier, um so grösser sein Eiweissverbrauch ist (S. 246).

Die vorstehenden Erfahrungen bei Eiweissfütterung deutet Voit dahin, dass dass resorbirte und mit der Ernährungsflüssigkeit den Organen zugetragene Nahrungseiweiss „das circulirende Eiweiss" in den Gewebszellen direct bis in die Endproducte: Harnstoff u. A. zerfällt. Ist die zersetzende Fähigkeit der Zellen erschöpft, so tritt der noch nicht verbrauchte Antheil des circulirenden Eiweiss in die Organe über, wird zu „Organeiweiss". Wenn auch dieses stabiler ist, so ist dessen Stabilität keine absolute, insofern, wie die Erfahrungen des Eiweisszerfalles bei hungernden Thieren lehren (S. 246), täglich etwa 1 pCt. vom Organeiweiss der Zerstörung anheimfällt. Diese ständige geringe Abgabe von Organeiweiss wird aus dem Nahrungseiweiss ergänzt und insofern stets ein kleiner Bruchtheil des circulirenden Eiweiss organisirt.

Einfluss der Fette und Kohlehydrate auf den Stoffwechsel. Ein hungernder Mensch bez. Hund verbraucht pro Tag und Körperkilogramm rund 1 Grm. Eiweiss und 3 Grm. Fett von seinem Körper. Voit hat gezeigt, dass bei Eiweisshunger selbst eine sehr grosse Fettzufuhr (bis zu 300 Grm. täglich) den Eiweissverbrauch kaum zu beeinflussen vermag; es kann dadurch nur die Abgabe von Körperfett verringert werden. Nichts desto weniger leben bei reiner Fettfütterung Carnivoren nicht erheblich länger als bei absoluter Carenz. Das Gleiche ist bei ausschliesslicher Fütterung mit Kohlehydraten der Fall; auch diese vermögen den Verbrauch von Körpereiweiss nicht herabzudrücken. Bemerkenswerth ist noch, dass bei kohlehydratreicher Kost durch Lungen und Haut 2—3mal so viel Wasser den Körper verlässt, als mit dem Harn. Anders verhält es sich aber, wenn, neben Fleisch, Fett oder Kohlehydrate gefüttert werden. Bei gleichzeitiger Zufuhr von Fleisch und Fett wird eine geringere Eiweissmenge zersetzt, als bei ausschliesslicher Fleischfütterung. Das Fett übt eine eiweissersparende Wirkung: man kann daher durch Fleischmengen, die an sich für den Bedarf des Körpers nicht genügen, N-Gleichgewicht erreichen, wenn man zum Fleisch noch Fett hinzugibt. Die Eiweissersparniss beläuft sich auf etwa 7 pCt. (im Maximum 15 pCt.). Durch Zusatz von Fett zur Fleischnahrung kann man also Eiweissansatz erzielen und zwar bei genügender Fettzufuhr schon durch mittlere Fleischmengen einen ebenso starken Eiweissansatz als sonst durch die doppelte und dreifache Fleischmenge. Gleichzeitig wird auch der Fettverbrauch im Körper beschränkt und bei mittleren Fettgaben schon Fettansatz bewirkt. Gleichwie das Nahrungsfett, so setzt auch das Fett am Körper den Eiweisszerfall herab, daher ein mageres Thier ceteris paribus mehr Eiweiss verbraucht, als ein fettes (S. 247, 249).

Sehr ähnlich dem Fett verhalten sich die Kohlehydrate, wenn sie neben Eiweiss gefüttert werden. Zugabe von Zucker oder Stärke, die im Darm in Zucker übergeführt wird, zur Fleischnahrung bewirkt eine Ersparniss im Eiweissumsatz, die im Mittel 9 pCt. (im Maximum 15 pCt.) beträgt und nicht minder eine Herabsetzung des Fettverbrauches. In der Praxis künstlicher Mästung finden daher die Kohlehydrate eine um so ausgedehntere Verwendung, als sie viel billigere Nährstoffe sind wie das Fett.

Noch erheblicher als seitens der Kohlehydrate und Fette ist die eiweissersparende Wirkung des Leims. Besten Falles ersetzen 100 Th. Leim etwa 36 Th. Eiweiss. Daher vermag Zusatz von Leim zur Fleischnahrung N-Gleichgewicht herbeizuführen bei Fleischmengen, die an sich für den Bedarf des Thieres nicht genügen. Reicht das gefütterte Fleisch an sich schon für den Bedarf des Thieres aus, so bewirkt eine Zugabe von Leim nunmehr Eiweissansatz. Dagegen vermag der Organismus bei ausschliesslicher Fütterung mit Leim, Kolehydraten, Fett und den nöthigen Salzen ebenso wenig zu bestehen als bei alleiniger Einführung von Kohlehydraten und Fetten.

Sehr lehrreich ist es in dieser Hinsicht, der Stoffumsatz bei dem 33 Kgrm. schweren Hunde von Pettenkofer und Voit zu verfolgen, je nachdem er ausschliesslich mit Fleisch oder Kohlehydraten gefüttert wurde.

1. Fütterung mit 1500 Grm. Fleisch.

Aufgenommen:	51 Grm. N,	188 Grm. C,	1138 Grm. Wasser
Ausgeschieden:			
durch Harn	50 „ „	30 „ „	920 „ „
„ Koth	1 „ „	5 „ „	29 „ „
„ Athmung	— „ „	149 „ „	365 „ „
im Ganzen	51 Grm. N,	184 Grm. C.,	1314 Grm. Wasser

Es bestand also N- und C-Gleichgewicht, nur gab der Körper 180 Grm. Wasser ab. 1500 Grm. Fleisch sind also für den grossen Hund eine Nahrung.

2. Fütterung mit 500 Grm. Fleisch und 100 Grm. Fett.

Aufgenommen:	17 Grm. N,	139 Grm. C,	380 Grm. Wasser
Ausgeschieden:			
durch Harn	16,5 „ „	10 „ „	307 „ „
„ Koth	0,3 „ „	4 „ „	8 „ „
„ Respiration	— „ „	99 „ „	275 „ „
im Ganzen	16,8 Grm. N,	113 Grm. C,	590 Grm. Wasser

Es bestand also N-Gleichgewicht, dagegen wurden sogar 26 Grm. C = 34 Grm. Fett angesetzt, anderseits aber 210 Grm. Wasser abgegeben.

3. Fütterung mit 400 Grm. Fleisch und 250 Grm. Zucker.

Aufgenommen:	13,6 Grm. N,	141 Grm. C,	676 Grm. Wasser
Ausgeschieden:			
durch Harn	12,6 „ „	8 „ „	241 „ „
„ Koth	0,8 „ „	5 „ „	26 „ „
„ Respiration	— „ „	147 „ „	721 „ „
im Ganzen	13,4 Grm. N,	160 Grm. C.,	988 Grm. Wasser

Also bestand auch hier N-Gleichgewicht, dagegen wurden 19 Grm. C = 25 Grm. Fett und 300 Grm. Wasser vom Körper verloren.

Durch Zusatz von Fett oder Kohlehydraten kann N-Gleichgewicht schon bei einer 3mal kleineren Eiweissration erzielt werden.

Stoffwechsel des Menschen. Auch hier erfolgt der Eiweiss- und Fettverbrauch nach denselben Gesetzen, wie beim Fleischfresser. Gleichwie dem letzteren, müssen auch dem Menschen bei ausschliesslicher Fleischnahrung ausserordentlich grosse Mengen von Fleisch einverleibt werden, wenn Eiweissverbrauch und -Zufuhr einander decken sollen, während auch beim Menschen, ganz wie beim Carnivoren, bei Zusatz von Fett und Kohlehydraten zur Fleischnahrung sich der nämliche Erfolg schon durch eine viel geringere Fleischzufuhr erreichen lässt. Durch reichliche Fleischzufuhr kann bei fettreichem Körper zwar der Eiweissbedarf gedeckt werden, ja sogar Eiweissansatz erfolgen, nicht aber der Fettverbrauch, sodass eine Abnahme des Körperfettes eintritt; diese Erfahrung wird von der ärztlichen Praxis zum Zweck der Beseitigung übermässiger Korpulenz benutzt, indem

solche Individuen auf ausschliessliche Fleischnahrung, sog. Banting-Cur gesetzt werden. Lässt sich somit auch durch ausschliessliche Fleischnahrung N-Gleichgewicht erzielen, so ist doch durch (fettfreies) Fleisch allein beim Menschen — und darin ergibt sich hier ein Unterschied gegenüber dem Carnivoren — eine vollständige Ernährung kaum erreichbar. Vielmehr bedarf der Körper zur vollständigen Ernährung gewisser Mengen N-freien, C-haltigen Materials, die als Ersatz des, wie wir später sehen werden, für die Wärmebildung und mechanische Arbeitsleistung verbrauchten Fettes erfordert werden. Im Einklang hiermit lehrt die Erfahrung, dass nicht nur Körpergleichgewicht, sondern auch die normale Leistungsfähigkeit des Menschen am ehesten durch eine gemischte, aus Eiweiss, Fett und Kohlehydraten bestehende Kost erzielt wird. Nach Pettenkofer, Voit u. A. bedarf ein erwachsener Mensch zur ausreichenden Ernährung bei Ruhe:

110 Grm. (trocknes) Eiweiss,
56 „ Fett,
400 „ Kohlehydrate.

Ein Theil der Kohlehydrate kann durch Fett ersetzt werden, wobei zu berücksichtigen ist, dass nach den genauen Bestimmungen von Rubner 23 Theile Stärke äquivalent sind 10 Theilen Fett; also z. B. statt 56 Grm. Fett und 400 Grm. Kohlehydrate: 90 Grm. Fett und 270 Grm. Kohlehydrate oder 100 Grm. Fett und 250 Grm. Kohlehydrate. In diesem täglichen Kostmaass steht die Menge der N-haltigen Stoffe (Eiweiss) zu der der N-losen Stoffe (Fett + Kohlehydrate) in dem Verhältniss wie 1 : 4—5. Es ist empirisch festgestellt worden, dass sich bei zweckmässiger Ernährung die N-haltigen zu den N-losen Stoffen in der Nahrung wie 1 : 4 — 5 verhalten müssen.

Um eine Vorstellung von den einzelnen Ausgabeposten des menschlichen Haushaltes zu gewinnen, sei eine von Pettenkofer und Voit an einem kräftigen, ruhenden d. h. nicht arbeitenden Menschen von ca. 70 Kgrm. Körpergewicht ausgeführte 24stündige Versuchsreihe vorgeführt. Das Versuchsindividuum nahm insgesammt auf:

137 Grm.	Eiweiss	} mit 19,5 Grm. N und 315,5 „ C	
117 „	Fett		
352 „	Kohlehydrate		
2016 „	Wasser		

und schied bei Körperruhe aus:

mit dem Harn	17,4 Grm. N,	12,7 Grm. C,	1279 Grm. Wasser	
„ „ Koth	2,1 „	14,5 „	83 „	„
„ der Respiration	—	248,6 „	828 „	„
im Ganzen	19,5 Grm. N,	275,8 Grm. C,	2190 Grm. Wasser.	

Demnach befand sich der Körper in N-Gleichgewicht, gab 174 Grm. Wasser ab, behielt dagegen 39,7 Grm. C = 52 Grm. Fett zurück. Danach berechnet sich der Verbrauch des kräftigen Arbeiters bei gemischter Kost und bei Ruhe zu 137 Grm. Eiweiss, 65 Grm Fett und 352 Grm. Kohlehydrate. Ein anderer schlecht genährter kleiner Mann von nur 53 Kgrm. Körpergewicht verbrauchte bei der-

selben Kost nur 137 Grm. Eiweiss und 350 Grm. Kohlehydrate, setzte also das gesammte eingeführte Fett am Körper an. Ranke, der einen fettreichen Körper besass, kam sogar mit nur 100 Grm. Eiweiss, 100 Grm. Fett und 240 Grm. Kohlehydrate (mit 15,9 Grm. N und 228,7 Grm. C) in N- und C-Gleichgewicht.

Stoffwechsel bei den Herbivoren. Schon bei Betrachtung der Ausnutzung der Nährstoffe im Darm (S. 163) haben wir gesehen, dass die Mengen der gebildeten Excremente bei den Pflanzenfressern vielmals grösser sind als bei den Fleischfressern und dem Menschen. So gehen von 100 Theilen Einnahme im Durchschnitt beim Pferd und Rind 35 pCt. mit dem Koth, 20 pCt. durch den Harn und etwa 45 pCt. durch Re- und Perspiration aus dem Organismus heraus. Die Gründe für diese schlechtere Ausnutzung der Futterstoffe im Darm der Herbivoren sind gleichfalls dort erörtert worden. Indess ergibt sich, selbst wenn man nur den resorbirten Antheil vom Futter berücksichtigt, als principieller Unterschied der Herbivoren gegenüber den Carnivoren die Thatsache, dass von den resorbirten Nährstoffen bei den Herbivoren die grössere Menge auf dem Wege der Re- und Perspiration zur Ausscheidung gelangt, und zwar vom Wasser etwa $2^1/_3$ mal so viel als durch den Harn. Auch dieses principiellen Unterschiedes zwischen Herbivoren und Carnivoren ist bereits bei den allgemeinen Verhältnissen der Harnausscheidung gedacht worden (S. 203). Alle Stoffwechseluntersuchungen, die an Pflanzenfressern ausgeführt worden sind, fussen auf der für den Carnivoren ermittelten Thatsache, dass, abgesehen vom Koth, die Zersetzungsproducte des Eiweiss in Form N-haltiger Stoffe, wie Harnstoff, Hippursäure etc. nur durch den Harn zur Ausscheidung gelangen, dass dagegen kein irgend wie beträchtlicher N-Antheil durch Lungen und Haut ausgehaucht wird. Henneberg und Stohmann haben geglaubt, diese Thatsache mittels des Pettenkofer'schen Respirationsapparates auch für den Herbivoren beweisen zu können. Neuere, mit allen Cautelen ausgeführte Untersuchungen zeigen indess, dass eine Ausscheidung von N-Gas, das zum Theil von den Gasen des Darmcanals herrühren mag (S. 73), durch die Respiration erfolgt, indess ist dieselbe nach Leo's Ermittlungen beim Kaninchen nur sehr gering, beträgt nur $^1/_3$ bis $^1/_2$ Mgrm. Stickstoff pro Kilo und Stunde. Sieht man von diesem, kaum wesentlichen Factor ab, so ist bisher Folgendes ermittelt. Wie schon bei der Lehre von der Inanition (S. 247) angeführt worden ist, wird im Körper der grossen Herbivoren bei absoluter Carenz pro Körperkilogramm nur etwa halb so viel Eiweiss zersetzt, als beim Carnivoren. Ferner kann, im Gegensatz zu den Carnivoren, auch durch ausschliessliche Verabreichung von Kohlehydraten oder Fett die Zersetzung von Körpereiweiss nicht unbeträchtlich vermindert werden. Wie beim Fleischfresser, so steigt beim Pflanzenfresser mit Zunahme der Eiweisszufuhr auch der Eiweissumsatz, sodass nur ein kleiner Theil des mehrverfütterten Eiweiss, der indess grösser ist als ceteris paribus beim Fleischfresser, für den Eiweissansatz übrig bleibt. Durch einseitige Vermehrung des Fettes und der Kohlehydrate wird, wie beim

Carnivoren, der Eiweiss- und Fettverbrauch vermindert. Die landwirthschaftliche Praxis erzielt daher auch durch gesteigerte Zufuhr von Kohlehydraten zum Futter die besten Mästungserfolge. Indess darf ungeachtet vermehrter Verabreichung von Kohlehydraten die Eiweisszufuhr nicht unter eine bestimmte Grenze sinken; nach Henneberg darf beim Rind die Eiweisszufuhr nicht weniger als $^3/_4$ Grm. pro Körperkilogramm betragen, wenn das Rind im Gleichgewicht verharren soll („Beharrungs- oder Erhaltungsfutter"), und muss diesen Minimalwerth erheblich übersteigen, wenn die Kohlehydrate neben Fettansatz auch Fleischansatz bewirken sollen („Meliorationsfutter"). Entsprechend der viel langsameren Verdauung und Resorption dauert es beim Pflanzenfresser längere Zeit, bis der Körper sich so zu sagen auf ein bestimmtes Futter einstellt, bis es bei einem bestimmten Futter zum Gleichgewicht zwischen Einnahmen und Ausgaben kommt. Es bedarf daher bei allen Stoffwechselversuchen an Herbivoren einer etwa achttägigen Vorfütterung, ehe die Folgen der Fütterung für den Stoffwechsel in die Erscheinung treten.

Die Vertheilung der Ausscheidungen bei einer milchenden Kuh gestaltete sich in einem von Voit untersuchten Fall so, dass von dem Stickstoff der Nahrung 40 pCt. mit dem Koth, 40 pCt. mit dem Harn und 20 pCt. mit der Milch fortgingen. Von dem Kohlenstoff der Nahrung gelangten 4 pCt. durch den Harn, 10 pCt. durch die Milch, 34 pCt. durch den Darm und 49 pCt. durch die Haut und Lungen zur Ausscheidung.

Wie für den Fleischfresser und Menschen, erweist sich auch für den Pflanzenfresser eine gemischte, aus Eiweiss, Fett und Kohlehydraten bestehende Nahrung sowohl für die Erhaltung des Körperbestandes event. für den Ansatz von Körpersubstanz als für die normale Leistungsfähigkeit am meisten geeignet. Ein Pferd von 500 Kgrm. Körpergewicht bedarf zur ausreichenden Ernährung, als „Beharrungsfutter" pro Tag nach Keller:

600 Grm. Eiweiss,
160 „ Fett,
3550 „ Kohlehydrate (Stärke + Cellulose)

und dazu etwa 10—20 Kgrm. Wasser. Das Verhältniss der N-haltigen zu den N-freien Nährstoffen ist demnach beim Herbivoren 1 : 6—7. Auch hier kann das Fett zum Theil durch Stärke oder umgekehrt ersetzt werden, und zwar gelten hierbei 23 Theile Stärke als äquivalent 10 Theilen Fett. Aus vorstehendem Kostmaass für das Pferd lässt sich der Bedarf an Nährstoffen auch für andere Herbivoren annähernd berechnen, wenn man es auf das Körperkgrm. reducirt. Danach würden 100 Kgrm. Pflanzenfresser täglich etwa 120 Grm. Eiweiss, 35 Grm. Fett und 700 Grm. Kohlehydrate (Stärke + Cellulose) brauchen. Kleineren Herbivoren (Schafen) muss indess im Verhältniss zu ihrem Gewicht mehr Nahrung zugeführt werden, weil die Zersetzungen in ihrem Körper, wie wir dies schon für die Grösse des Gaswechsels (S. 83), sowie für den Hungerzustand (S. 248) kennen gelernt haben, bei ihnen umfangreicher sind. Bei intendirter Mästung

würde man die Menge der Kohlehydrate im Futter bis auf 1200 Grm., und da erfahrungsgemäss Fettablagerung leichter in einem fleischreichen Körper zu Stande kommt, zugleich das Futtereiweiss auf mindestens 200 Grm. erhöhen („Meliorationsfutter"), bei einem milchliefernden Thiere die Menge des Eiweiss im Futter (S. 242) bis auf 240 Grm. vermehren müssen („Productionsfutter").

Die Omnivoren stehen in ihrem Haushalt etwa zwischen den Fleisch- und Pflanzenfressern, nähern sich aber bald mehr jenen, bald mehr diesen, je nachdem sie vorwiegend animalische oder vegetabilische Nahrung erhalten. Schweine scheiden nach Boussingault durch den Koth 20 pCt., durch den Harn 47 pCt., durch Lungen und Haut 33 pCt. der Einnahmen aus. Werden ihnen neben einer ausreichenden Menge von verdaulichem Eiweiss reichlich Kohlehydrate gegeben, so kommt es sehr schnell zu einer umfangreichen Mästung.

Neben einem an Eiweiss und Kohlehydraten reichen Futter erweisen sich noch als die Mästung begünstigende Momente: absolute Körperruhe, feuchtwarme Luft, Darniederliegen des Geschlechtstriebes; zu letzterem Zwecke werden die zur Mästung bestimmten Thiere, insbesondere Schweine, operativ ihrer Keimdrüsen (Hoden resp. Eierstöcke) beraubt. Ochsen können in wenigen Monaten Fett bis zu $^1/_7$, Hammel bis zu $^2/_5$, Schweine bis zu $^1/_2$ ihres Lebendgewichtes ansetzen. Nach Lawes und Gilbert enthält der Körper des mageren Hammels insgesammt 39 pCt. Trockensubstanz und darin 20 pCt. Fett; der fette Hammel 54 pCt. Trockensubstanz und darin 37 pCt. Fett; das fette Schwein bei 57 pCt. Trockensubstanz sogar 44 pCt. Fett. Am geeignetsten für die Mast sind vollsäftige erwachsene Thiere. Ausser im Unterhautbindegewebe lagert sich bei der Mästung das Fett besonders reichlich in der Bauchhöhle und um die Nieren sowie im intermusculären Bindegewebe an.

Bedeutung des Wassers. Durch Lungen, Haut und Nieren erleiden die Thiere ständige, recht beträchtliche Verluste an Wasser, die für den Menschen bei Erhaltungskost und Ruhe im Mittel 2 Kgrm. oder 3 pCt. des Körpergewichtes (Tabelle S. 252), bei Arbeitsleistung etwa das $1^1/_2$fache betragen (Tabelle S. 257). Es gehört daher das Wasser zu den bedeutungsvollsten Nährstoffen. Wird Wasser in reichlicherem Maasse, als zur Deckung des Verlustes erforderlich, aufgenommen, so wird der Ueberschuss, in erster Linie durch die Nieren, wieder entfernt und mit dieser reichlicheren Harnentleerung geht beim Menschen, bei den Carnivoren und Herbivoren auch eine vermehrte N-Ausscheidung Hand in Hand, die meist nicht sehr beträchtlich ist, nur 3—5 pCt. beträgt (S. 217) und nur dann bis 10 pCt. und darüber ansteigt, wenn die Harnmenge drei- bis sechsmal so gross wird als in der Norm. Durch den reichlichen Wasserstrom wird der in den Geweben angehäufte Harnstoff ausgespült, sodann aber auch der Eiweisszerfall ein wenig gesteigert. Nach neueren Beobachtungen von Oertel ist die Wasserzufuhr beim Menschen auch von Bedeutung für die Ablagerung und den Schwund des Körperfettes. Wird der Gehalt des Körpers an Flüssigkeit, sei es durch vermehrte Abgabe von Wasser durch Haut und Lungen bezw. Nieren, oder durch Herabsetzung der

Aufnahme von Wasser oder noch besser durch beides verringert, so erfolgt ein allmäliger Schwund des am Körper abgelagerten Fettes. Eine ausreichende Erklärung für diese Erfahrungsthatsache ist noch nicht geliefert.

Bedeutung der anorganischen Salze für die Ernährung. Ein Gemisch aus Wasser, Eiweiss, Fett und Kohlehydraten ist indess, selbst wenn die einzelnen Nährstoffe sich im geeigneten Verhältniss zu einander befinden und ihre Menge für den Bedarf genügt, noch keine Nahrung d. h. vermag für sich noch nicht das Leben zu unterhalten; zur Deckung der durch die Ausscheidungen gesetzten ständigen Verluste und zum Aufbau organisirten Gewebes bedarf der thierische Körper neben den eigentlichen Nährstoffen noch der Zufuhr anorganischer Salze (Salina), der sog. Nährsalze, hauptsächlich der Verbindungen von Natron, Kali und Kalk mit Chlor und Phosphorsäure (S. 106). Chlornatrium bildet den Hauptbestandtheil in der Asche aller thierischen Säfte und findet sich auch in den Geweben. Durch den Harn gelangt beim Menschen etwa 13 Grm., beim Pferd rund 25 Grm., bei einem grossen Hund etwa 2 Grm. Chlornatrium täglich zur Ausscheidung, ebenso findet es sich im Schweiss, in den Thränen etc. Diese Verluste müssen durch Zufuhr von Chlornatrium mit der Nahrung gedeckt werden. Bei Salzhunger wird zuerst noch ziemlich viel, vom 3. oder 4. Tage ab nur wenig Salz ausgeschieden, indem die Gewebe, wenn ihr Salzgehalt unter eine bestimmte Grenze gesunken ist, nunmehr mit Zähigkeit ihre Salze zurückhalten. Wird nach mehrtägigem Salzhunger wieder Chlornatrium zugeführt, so halten die Gewebe das Salz so lange zurück, bis sie auf ihren früheren Salzgehalt gelangt sind, und erst dann steigt die Salzausfuhr entsprechend der Salzeinfuhr an (S. 209). Im Ueberschuss aufgenommenes Salz wird schnell durch den Harn ausgeschieden; gleichzeitig beobachtet man eine um ein Geringes vermehrte N-Ausscheidung durch den Harn. Der Kalisalze, und zwar des Chlorkalium und des phosphorsauren Kalium bedarf nach Kemmerich der Organismus zu seinem Wachsthum, insbesondere zum Ansatz des an Kali reichen Fleisches (S. 260). Ein bei sonst ausreichender Ernährung im Stickstoffgleichgewicht befindlicher Hund geht, wie Forster gezeigt hat, nach 4—5 Wochen zu Grunde, sobald die Zufuhr von Salzen: Kali, Natron, Kalk in Verbindung mit Chlor und Phosphorsäure längere Zeit ganz unterbrochen wird oder auch nur unter eine gewisse Grenze sinkt. Bei dem an Salz- oder Aschehunger verendeten Hund hatte die Asche der Organe: vom Blut um $^3/_{10}$, vom Muskel um $^1/_{16}$ abgenommen; der stärkste Verlust an Phosphorsäure traf auf die Knochen.

Der Phosphate, insbesondere des Calciumphosphats bedarf der Organismus zum Aufbau seines Knochengerüstes. Entzieht man daher der Nahrung die Phosphate des Kalks, so bilden sich Knochenerkrankungen aus, wie die Versuche von Haubner, E. Voit u. A. lehren. Und zwar bleibt bei jungen, rasch wachsenden Thieren mangels der Ablagerung von Kalk die normale Verknöcherung des wachsenden Skeletts aus, an dem weiterhin die Muskelbewegungen

secundär Verbiegungen und Brüche hervorbringen; man bezeichnet diesen Process als Rhachitis. Bei ausgewachsenen Thieren entsteht dagegen bei Kalkentziehung einfache Knochenverdünnung oder -schwund, Osteoporose. Gibt man Rindern ein Futter, das wenig Kalk enthält, z. B. Rüben oder die beim Branntweinbrennen als Rückstand bleibende Schlempe, so werden mangels Zufuhr der erforderlichen Kalkmenge die Knochen dünn, können dann das Gewicht des Körpers nicht mehr tragen, und so kommt es leicht zu Knochenbrüchen. Erhält dagegen das Vieh reichlich Klee und Heu, die viel Kalksalze enthalten, so tritt jene Knochenkrankheit nicht auf. Es ist bemerkenswerth, dass sich in der Milchasche (S. 239) verhältnissmässig viel Calciumphosphat zum Aufbau des Skelets des jungen Thieres findet. Endlich bedarf es zur Bildung des Haemoglobins (S. 16) der Blutkörperchen auch der Zufuhr einer gewissen, wenn auch nur geringen Menge von Eisen. Glücklicherweise braucht in den meisten Fällen für Zufuhr der einzelnen Aschebestandtheile nicht eigens Sorge getragen zu werden, weil, wie die Erfahrung lehrt, in der normalen Nahrung, welche den Bedarf an Eiweiss und Fett deckt, für gewöhnlich genügend Aschebestandtheile, häufig sogar ein Ueberschuss daran vorhanden ist.

Der Einfluss der sog. Genussmittel, wie Gewürze (Condimenta, so Pfeffer, Zimmt, Vanille, Kümmel u. A.), Fleischbrühe, Kaffee, Thee, alcoholischen Getränke (Wein, Branntwein, Bier), Säuren (Essig, Citronensäure), ätherischen Oele der Pflanzen u. A. auf den Stoffwechsel ist darin zu suchen, dass diese Stoffe, die weder Nährstoffe noch an sich für den Körper erforderlich sind, durch Einwirkung auf die Geschmacksnerven bald die Secretion der Verdauungssäfte, bald die Herzthätigkeit, bald endlich das Centralnervensystem anregen und dadurch theils die Verdauung und Resorption befördern, theils eine vorübergehend erhöhte Leistungsfähigkeit oder wenigstens ein gesteigertes Kraftgefühl bewirken. Von diesen Stoffen treten einige unverändert mit dem Harn heraus.

Der Einfluss der Arbeit auf den Stoffwechsel kann erst bei der Frage nach den Zersetzungsvorgängen im thätigen Muskel eingehender besprochen werden. Hier sei nur die Thatsache angeführt, dass die infolge von Arbeitsleistung gesteigerte Zersetzung im Körper in erster Linie die stickstofffreien Stoffe betrifft; bei der Muskelthätigkeit werden die Kohlehydrate des Muskels und Körperfett verbraucht und erst nach deren Verbrauch resp. bei fettarmem Organismus die eigentliche Muskelsubstanz angegriffen. Bei dem nämlichen Arbeiter von 70 Kilo Körpergewicht (S. 252) fanden Pettenkofer und Voit, als er bei derselben gemischten Kost kräftig arbeitete, Folgendes.

Er nahm wie bei Ruhe auf, insgesammt:

137 Grm.	Eiweiss	mit 19,5 Grm. N und 315,5 „ C
117 „	Fett	
352 „	Kohlehydrate	
2266 „	Wasser	

und schied aus:

mit dem Harn	17,4 Grm. N,	12,6 Grm. C.	1194 Grm.	Wasser
„ „ Koth	2,1 „	14,5 „	94 „	„
„ der Respiration	—	309,2 „	1412 „	„
im Ganzen	19,5 Grm. N,	336,3 Grm. C,	2700 Grm.	Wasser.

Demnach befand sich der Körper im N-Gleichgewicht, gab 434 Grm. Wasser ab und ebenso 20,8 Grm. C = 28 Grm. Fett. Es wurden mithin bei kräftiger Arbeit verbraucht: 137 Grm. Eiweiss, 145 Grm. Fett, 352 Grm. Kohlehydrate, also 80 Grm. Fett oder über das Doppelte mehr als bei Ruhe. Ausserdem ist die Wasserausscheidung durch Haut und Lungen um 70 pCt. grösser als bei Körperruhe. Dagegen hat die N-Ausscheidung keine Steigerung erfahren. Wenn somit auch Arbeit und Eiweisszersetzung an sich in keiner directen Beziehung stehen, so bedarf es doch zur Anbildung und Erhaltung der die Arbeit leistenden eiweissreichen Muskelsubstanz einer reichlicheren Eiweisszufuhr als beim ruhenden oder nur leicht arbeitenden Menschen.

Die Zunahme des Kohlenstoff- oder Fettverbrauches infolge der Arbeitsleistung wird am besten durch Steigerung des Fettes oder der Kohlehydrate in der Nahrung gedeckt. Als Kostration bei angestrengter schwerer Arbeit sind daher mit Voit zu fordern: 130 bis 145 Grm. Eiweiss, 100 Grm. Fett und 500 Grm. Kohlehydrate. Zur Ausführung mässiger und mittlerer Arbeit brauchen Ochsen nur Erhaltungsfutter, auf 100 Kilo Lebendgewicht etwa 120 Grm. Eiweiss, 35 Grm. Fett und 700 bis 800 Grm. Kohlehydrate, bei schwerer Arbeit 180—200 Grm. Eiweiss, 50 Grm. Fett und 1200 Grm. Kohlehydrate. Auch für das Pferd genügt bei mittlerer Arbeit das obige Erhaltungsfutter, bei schwerer Arbeit müssen ihm 180 Grm. Eiweiss, 60 Grm. Fett und 1000 Grm. Kohlehydrate gegeben werden.

Einfluss der Temperatur der Luft auf den Stoffwechsel. Nach den Untersuchungen von Ludwig, Pflüger, Zuntz u. A. ist bei kalter Aussenluft die CO_2-Ausscheidung gesteigert (S. 84), also der Fettverbrauch grösser, dagegen bei warmer Umgebungstemperatur entsprechend der ein wenig verminderten CO_2-Ausscheidung der Fettverbrauch eher kleiner, dagegen ist der Eiweissumsatz in beiden Fällen unverändert. Man muss sich nach Zuntz vorstellen, dass die Erregung der sensiblen Nervenendigungen in der Haut durch die Kälte reflectorisch d. h. durch Vermittlung des Rückenmarks in den Muskeln eine stärkere chemische Umsetzung anregt, sodass mehr kohlenstoffhaltige Substanzen zersetzt werden; es ist dies der sog. chemische Reflextonus, auf den erst bei der Physiologie des Rückenmarks näher eingegangen werden soll. Daher ist im kalten Klima der Bedarf an C-reichen Nährstoffen (Fette, Kohlehydrate) für Menschen und Thiere grösser als im gemässigten Klima bei mittlerer Temperatur. Der geringere Fettbedarf bei warmer Aussenluft macht auch im Sommer weniger Nahrung, speciell Fette und Kohlehydrate erforderlich als im Winter.

9. Die Nahrungsmittel.

Durch die Nährstoffe: Wasser, anorganische Salze, Eiweiss, Fett und Kohlehydrate erfolgt der Ersatz der bei den ständig ablaufenden chemischen Umsetzungen zu Verlust gehenden Körperbestandtheile. Dass der Organismus keinen dieser Nährstoffe für längere Zeit entbehren kann, dass er, wenn die Zufuhr auch nur eines derselben für längere Zeit unterbleibt, unfehlbar zu Grunde geht, ist oben bei der Frage der sog. „einseitigen Ernährung" ausgeführt worden (S. 106). Nur in seltenen Fällen nehmen indess die Thiere die Nährstoffe als solche zu sich, sondern meist in Form der Nahrungsmittel. Unter Nahrungsmittel versteht man einen in der Natur vorkommenden oder technisch hergestellten Complex von allerlei Nährstoffen (S. 103). Die besten Nahrungsmittel werden nun diejenigen sein, welche sowohl Eiweissstoffe, als Fette, als Kohlehydrate und Salze enthalten. Solche Nahrungsmittel finden sich im Thier-, wie im Pflanzenreich: man bezeichnet jene als animalische, diese als vegetabilische Nahrungsmittel. Zu ersteren gehören namentlich Milch, Fleisch, Eier; zu letzteren die Getreidekörner (Cerealien), die Hülsenfrüchte, die Kartoffeln, die Gemüse und die Futterkräuter. Die Güte dieser Nahrungsmittel hängt einmal ab von ihrem absoluten Gehalt an Nährstoffen und dem relativen Verhältniss der einzelnen Nährstoffe, insbesondere der N-haltigen und N-losen zu einander, ferner von der Verdaulichkeit der darin enthaltenen Nährstoffe d. h. von dem Grad, in welchem die einzelnen Nährstoffe im Darm ausgenutzt werden. Letzteres Moment allein erklärt es, weshalb dasselbe Nahrungsmittel für den Carni- und Omnivoren nur geringwerthig, für den Herbivoren dagegen sehr schätzbar ist, wie die unenthülsten Getreidekörner, und umgekehrt das Fleisch ein vorzügliches Nahrungsmittel für Carnivoren und den Menschen ist, ein schlechtes für den Herbivoren, endlich Gras, Heu und Stroh für diese ein werthvolles, für jene ein, weil absolut unverdauliches, nicht nur werthloses, sondern die Verdauung der anderen Nährstoffe störendes Futtermittel ist. Wegen der Verdaulichkeit der wesentlichsten Nahrungs- und Futtermittel sei auf das verwiesen, was oben über die Ausnutzung der Nahrungs- und Futtermittel im Darm beigebracht worden ist (S. 164).

Animalische Nahrungsmittel. Unter ihnen steht obenan die Milch. Wir haben diese Flüssigkeit des Näheren schon bei den Secreten betrachtet (S. 235). Die Milch enthält im Durchschnitt in 100 Th.: 85,7 Th. Wasser, 3,5 Th. Eiweiss, 4 Th. Fett, 5 Th. Zucker und 0,6 Th. Asche. In der Asche findet sich vorwiegend Kaliumphosphat, Calciumphosphat und Chlorkalium, weniger Chlornatrium, ausserdem constant etwas Eisenoxyd. Die Milch ist nicht allein ein Nahrungsmittel, indem sie alle Nährstoffe und diese in der für die Ernährung günstigen Mischung enthält, sie ist, wie schon W. Prout hervorgehoben hat, eine Nahrung, insofern man darunter ein Ge-

misch von Nährstoffen und Nahrungsmitteln versteht, das den Bestand des Körpers völlig erhalten kann. Alle Säugethiere nehmen in der ersten Zeit ihres extrauterinen Lebens nur Milch zu sich und erhalten sich damit nicht nur auf ihrem Bestand, sondern nehmen dabei schneller zu, wachsen dabei schneller als je in späteren Zeiten. Der Erwachsene dagegen kann selbst mit $2^1/_2$—3 Liter Milch pro Tag sich kaum auf Stickstoff- und Körpergleichgewicht erhalten. Die Butter, welche aus dem Rahm der Milch gewonnen wird, ist ein werthvoller Nährstoff, da sie zu 85—90 pCt. aus den Milchfetten (nebst 7—10 pCt. Wasser und $^3/_4$ pCt. Eiweiss) besteht. Die nach dem Buttern zurückbleibende Milch, die sog. Buttermilch, ist ein gegenüber der Milch um so geringerwerthiges Nahrungsmittel, je mehr Fett ihr bei der Butterbereitung entzogen worden ist; da sie indess das gesammte Casein, den Zucker und die Salze der Milch enthält, ist sie ein werthvoller Zusatz zu eiweissarmen Nahrungsmitteln. Der Käse besteht aus dem, sei es durch die spontane saure Gährung oder durch Hinzufügen von Kälberlab ausgefällten Casein und Fett der Milch; an sich ein werthvolles Nahrungsmittel, insofern er rund 30 pCt. Eiweiss und 7—30 pCt. Fett, beide in gut resorbirbarer Form enthält, ist er vorzüglich geeignet, beim Zusatz zu eiweiss- und fettarmen Nahrungsmitteln, wie wir solchen in den Vegetabilien noch begegnen werden (Kartoffeln, Reis), diese zu einer für den Bedarf des Organismus ausreichenden Nahrung zu ergänzen. Die vom Fett und Casein befreite Milch, die sog. Molken haben einen gewissen Nährwerth, insofern sie den gesammten Zucker und den grössten Theil der Milchsalze (insbesondere das Kalium- und Calciumphosphat der Milch) enthalten; als Zucker, Salze und häufig Säuren (Milchsäure) enthaltende wässrige Lösung regen sie die Darmperistaltik an und wirken gelinde abführend.

Fleisch. Das was man im gewöhnlichen Leben „Fleisch“ nennt, sind die Muskeln der Schlachtthiere (Wiederkäuer, einzelne Nager und Dickhäuter), sowie der Vögel und Fische; doch rechnet man auch die Weichtheile (Leber, Niere, Milz, Lunge) hierher. Das gewöhnliche fettarme Fleisch enthält im Durchschnitt 75 pCt. Wasser und 25 pCt. feste Stoffe; von letzteren sind 19 pCt. Eiweiss, 1,5 pCt. leimgebende Substanz, 1.5 pCt. Fett, 1 pCt. Kohlehydrate (Glycogen, Zucker) und 1,3 pCt. Asche. Die letztere enthält zu $^3/_4$ saures phosphorsaures Kali, ferner Erdphosphate zu $^1/_{13}$, Chloralkalien zu $^1/_{13}$ und endlich Eisenoxyd zu $^1/_{100}$.

In 100 Theilen Fleisch:	Rind.	Kalb.	Schwein.	Pferd.	Huhn.	Hecht.
Wasser	76,7	75,6	72,6	74,3	70,8	79,3
Feste Stoffe	23,3	24,4	27,4	25,7	29,2	20,7
Eiweiss + Glutin	20,0	19,4	19,9	21,7	22,7	18,3
Fett	1,5	2,9	6,2	2,5	4,1	0,7
Kohlehydrate	0,6	0,8	0,6	0,6	1,3	0,9
Salze	1,2	1,3	1,1	1,0	1,1	0,8

Das Fleisch zeichnet sich durch seinen grossen Eiweissgehalt aus, der den der Milch um mehr als das Vierfache übertrifft. Am eiweissreichsten ist das Fleisch der Vögel, dann folgt das der Säugethiere; das Fischfleich ist etwas ärmer, enthält aber immer noch 17 pCt. Eiweiss. Eine Nahrung bildet das Fleisch nur für den Carnivoren, aber auch dieser muss, um seinen Bedarf an Kohlenstoff zu decken, sehr grosse Mengen davon verzehren, wodurch wiederum der Eiweisszerfall enorm gesteigert wird (S. 248). Gibt man aber neben Fleisch noch Fett oder Kohlehydrate, so lässt sich eine ausreichende Ernährung schon bei viel geringeren Fleischmengen erreichen (S. 250). Für den Menschen ist eine gemischte Kost, also eine aus Fleisch und Fett resp. Kohlehydraten bestehende Nahrung als besonders zweckmässig befunden worden (S. 252), für ihn ist daher Fleisch mit einer Beigabe von Fett oder Kohlehydraten eine Nahrung. Dass das zubereitete, gekochte oder gebratene Fleisch am besten der Magenverdauung unterliegt, haben wir schon gesehen (S. 127). Rohes Fleisch wird, wenn es nur genügend fein zerkleinert ist, sodass es den Verdauungssäften eine möglichst grosse Oberfläche darbietet, also in Form des fein gehackten oder gewiegten Fleisches im Darm des gesunden Menschen fast vollständig ausgenutzt (S. 163); nur läuft man beim Genuss rohen Fleisches Gefahr, die nicht selten darin vorkommenden Entozoën (Trichinen, Bandwurmfinnen) mit in den Körper einzuführen; erst durch längeres Kochen werden die Entozoën sicher getödtet. Die Zubereitung des Fleisches, wie sie in der Küche üblich ist, kann auf verschiedene Weise erfolgen. Bringt man Fleisch in kaltes Wasser, so gehen in Lösung die anorganischen Salze, das zu etwa 3 pCt. darin vorhandene lösliche Eiweiss (Serumalbumin) und die Extractivstoffe des Fleisches, welch letztere etwa zu 1 pCt. sich im Fleische finden, so Kreatin, Xanthin und Hypoxanthin, ferner etwas Leim und Fett, ausserdem die im Schlachtfleich vorkommende Milchsäure. Schon bei 45° gerinnt ein kleiner, bei 70° der bei weitem grössere Theil des löslichen Eiweiss und des Haemoglobin und gibt ein braunes schaumiges Gerinnsel, das dann meist abgeschöpft wird; der dadurch bedingte Verlust an Nährwerth ist kaum in Anschlag zu bringen da der Schaum aus 100 Grm. Fleisch nur Spuren von Eiweiss und Fett enthält. Nunmehr gerinnen aber auch unter der Einwirkung des heissen Wassers die oberflächlichen Eiweissschichten des Fleisches und verwehren so dem Muskelsafte den weiteren Austritt. Das ausgekochte Fleisch hat also noch einen nicht unbedeutenden Nährwerth, da es 16—18 pCt. Eiweiss und einen kleinen Theil der Fleischsalze enthält; auch wird es im Darm fast vollständig verdaut; unter Zusatz von Fett und Salzen einer hohen Temperatur ausgesetzt, wird es wieder zu einem so werthvollen Nahrungsmittel, wie das unausgekochte Fleisch. Bringt man Fleisch gleich in siedendes Wasser, so gerinnt es auf der Oberfläche und lässt nur wenig Muskelsaft austreten. Will man dem Fleisch seine Nährstoffe vollständig erhalten, so brät man es d. h. man setzt es möglichst rasch und in grossen Stücken ohne Zusatz von Wasser, vortheilhaft unter Beigabe von Fett,

einer hohen Temperatur aus; durch die Einwirkung der hohen Temperatur erfolgt sehr schnell eine Gerinnung des Eiweiss an der Oberfläche, weiter wird der rothe Farbstoff (Blutfarbstoff) zersetzt, das Fleisch bräunt sich; zugleich entstehen dabei eine Anzahl scharf schmeckender und riechender Stoffe, welche der Bratenkruste Würze verleihen.

Um Fleisch für längere Zeit zu conserviren, wird es mit Kochsalz (und etwas Salpeter) reichlich versetzt „eingepökelt"; starke Salzlösungen verhindern die Fäulniss. Durch das Einsalzen verliert das Fleisch an Nährwerth, indem ein Theil des Fleischsaftes in die Salzlake übergeht. Indess ist dieser Verlust nach E. Voit nur unerheblich; nach 14tägigem Einpökeln waren in die Salzlake nur $^1/_{90}$ vom Eiweiss, $^1/_7$ der Extractivstoffe und $^1/_{11}$ der Phosphorsäure übergegangen. Beim Räuchern wird das Fleisch durch die hohe Temperatur oberflächlich coagulirt und zugleich mit den im Rauch enthaltenen Stoffen imprägnirt, von denen einige wie das Kreosot und brenzliche Oele energisch fäulnisswidrig wirken.

Die Fleischbrühe, durch Kochen des Fleisches mit Wasser hergestellt, reagirt sauer und enthält ausser den Extractivstoffen des Fleisches: Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin und der Milchsäure sowie den löslichen Salzen ($^4/_5$ der gesammten Fleischsalze), insbesondere saurem phosphorsaurem Kali und Chlorkalium noch einen je nach der Menge des Bindegewebes im Fleisch variirenden Gehalt an Leim, der im Kalbfleisch am grössten ist, etwas Fett in Gestalt der auf der sauren Flüssigkeit schwimmenden Fettaugen und einige nicht näher gekannte riechende und schmeckende Stoffe. Eine gute Fleischbrühe soll 2 pCt. aufgelöster Stoffe und davon $^3/_4$ an organischen Substanzen enthalten. Der Nährwerth der so hergestellten Fleischbrühe ist, da sie weder Eiweissstoffe noch Fette noch Kohlehydrate in beachtenswerther Menge enthält, einzig und allein in ihrem Gehalt an Nährsalzen, insbesondere denjenigen, welche sich in den Geweben und in den Blutkörperchen vorfinden, den Kalisalzen in Verbindung mit Phosphorsäure zu suchen. Die Fleischbrühe kann daher dem Körper, wenn er im Laufe der Krankheit an Salzen verarmt ist, die zu Verlust gegangenen Salze ersetzen. Ausserdem ist sie infolge ihres Gehaltes an Extractivstoffen und Kalisalzen ein Genussmittel, insofern durch Erregung der Geschmacks- und Geruchsnerven die Absceidung der Verdauungssäfte, sowie die Herz- und Nerventhätigkeit angeregt wird (S. 257).

Das fabrikmässig dargestellte Fleischextract Liebig's, aus dem durch Verdünnen mit Wasser schnell eine Fleischbrühe hergestellt oder durch dessen Zusatz zu einer Fleischbrühe diese kräftiger gemacht werden kann, enthält im Durchschnitt 22 pCt. Wasser und 78 pCt. festen Rückstand; von letzterem sind 61 pCt. organische Stoffe und 17 pCt. anorganische Salze. Brüht man, wie dies in England geschieht, das Fleisch nur mit Wasser von 50—60° C., so geht ein beträchtlicher Theil der Eiweisskörper, deren Gerinnung erst bei 75° C. erfolgt, wie das Serumalbumin in Lösung, und dann hat diese Bouillon, der beef-thea

wie man sie nennt, auch einen viel grösseren Nährwerth, da sie gewöhnliche Fleischbrühe + einem Theil des Eiweiss ist.

Die Eier der Vögel, insbesondere der Hühner sind sehr geschätzte und beliebte Nahrungsmittel. Des Genaueren werden wir sie bei der Lehre von der Zeugung betrachten. Sieht man von der Schale ab, die fast nur aus kohlensaurem Kalk besteht, so enthalten 100 Grm. Eisubstanz 73,7 pCt. Wasser und 26.3 pCt. feste Stoffe. Von letzteren sind Eiweissstoffe (Eieralbumin, Vitellin und N-haltige Extractivstoffe) 12,6 pCt., Fette (Palmitin und Olein, ferner Lecithin und Cholestearin) 12,1 pCt., etwas Traubenzucker und 1 pCt. Asche (phosphorsanres Kali, Chlornatrium, etwas Eisenoxyd). Aus dieser ihrer Zusammensetzung erhellt ihr grosser Nährwerth zur Genüge, um so mehr, als ihr Eiweiss und ihr Fett im Darm des gesunden Menschen bis auf wenige Procent zur Ausnutzung gelangt (S. 164). In Bezug auf den Nährwerth kommt nach Voit ein Ei etwa 40 Grm. fettem Fleisch gleich, sodass mit 20 Eiern pro Tag der Eiweissbedarf eines erwachsenen Menschen gedeckt wird; an verdaulichem Eiweiss und Fett enthält ein Ei etwa ebenso viel als 150 Grm. Kuhmilch. Hart gekochte Eier werden vom Magensaft, wie wir oben gesehen haben (S. 123), leicht angegriffen, vorausgesetzt, dass sie genügend klein geschnitten den Verdauungssäften eine grosse Oberfläche darbieten. Vielleicht noch leichter verdaulich sind weich gekochte Eier. Auch rohe Eier werden vom gesunden Magen zumeist gut ertragen, noch besser, wenn man sie durch Eintropfen in heisses Wasser oder heisse Fleischbrühe zur Gerinnung bringt.

Die vegetabilischen Nahrungsmittel unterscheiden sich, worauf schon wiederholt kurz hingewiesen worden ist, einmal dadurch, dass sie die stickstofflosen Nährstoffe, hauptsächlich Kohlehydrate ausserordentlich reichlich enthalten, dass die Nährstoffe ferner in von den Verdauungssäften schwer oder gar nicht angreifbaren Cellulosekapseln eingeschlossen sind und dass endlich neben den Nährstoffen eine bald mehr bald weniger beträchtliche Menge von Unverdaulichem sich darin vorfindet, welche die Arbeit des Darmcanals erschwert oder verzögert. Es sind daher bei ausreichender Pflanzenkost sowohl beim Menschen wie bei Säugethieren die Kothmengen weit grösser als bei ausreichender Fleischkost; die pflanzliche Nahrung wird schlechter im Darmcanal ausgenutzt, ein Moment, das bereits (S. 163) beleuchtet worden ist. Endlich auch in Bezug auf die Zusammensetzung der Asche weicht die Pflanzennahrung von der animalischen darin ab, dass in ihr die Kali- und Magnesiasalze über die Natron- und Kalksalze überwiegen, während von Chlor nur wenig, von Phosphorsäure beträchtliche Mengen sich darin vorfinden.

Die Pflanzeneiweisse scheinen sich nach Hoppe-Seyler's und Weyl's Untersuchungen von den thierischen Albuminstoffen nicht wesentlich zu unterscheiden. Es kommen in den Pflanzen vor: einmal in Wasser lösliche, in der Siedehitze gerinnende native Eiweissstoffe,

Albumine, ferner Globuline (S. 12), welche in Wasser unlöslich, in Salzlösungen löslich sind und Kleber, Legumin, Conglutin a. A. benannt worden sind. Ausserdem scheint noch eine spontan gerinnende Eiweissart vorzukommen, die deshalb Pflanzenfibrin heisst.

Die Hauptgruppen der pflanzlichen Nahrungsmittel sind: die Samen der Getreidearten oder Cerealien, die Hülsenfrüchte oder Leguminosen, die Gemüsearten und die Kartoffeln, endlich die Futtermittel: Heu, Gras und Stroh.

Die Cerealien: Weizen, Roggen, Gerste, Hafer, Mais, Reis und Hirse sind, soweit die Geschichte reicht, als werthvolle Nahrungs- und Futtermittel verwendet worden. Ihre chemische Zusammensetzung weist nicht unbeträchtliche Schwankungen auf, die theils durch die Cultur, theils durch die klimatischen und Bodenverhältnisse bedingt sind. Nachfolgende Tabelle gibt ihre durchschnittliche Zusammensetzung (nach J. König):

In 100 Theilen:	Weizen.	Roggen.	Gerste.	Hafer.	Reis (Kochreis).	Mais.	Hirse.
Wasser	13,6	15,1	13,8	12,4	13,1	13,1	11,0
Eiweiss	12,4	11,5	11,1	10,4	7,9	9,9	10,8
Fett	1,8	1,8	2,2	5,2	0,9	4,6	5,5
Kohlehydrate + N-freie Extractivstoffe	67,9	67,8	64,9	57,8	76,5	68,4	66,8
Rohfaser (Cellulose)	2,5	2,0	5,3	11,2	0,6	2,5	2,6
Asche	1,8	1,8	2,7	3,0	1,0	1,5	2,4

Die Getreidekörner haben eine äussere, aus Cellulose bestehende Fruchthülle. Um die Verdaulichkeit des Inhaltes zu erleichtern, wird künstlich durch das Mahlen die Cellulosenkapsel gesprengt und zugleich der Inhalt in ein feines Pulver verwandelt, das man Mehl nennt. Das Mehl enthält 10—14 pCt. Eiweiss und 65—70 pCt. Kohlehydrate. Beim Sprengen der aus Cellulose und Kieselerde bestehenden Kapsel bleibt an deren Innenfläche eine bald dickere bald dünnere Schicht des eigentlichen Korns haften, sodass die vom Mehl getrennte Hülle einen wechselnden Gehalt an Eiweiss und Stärke enthält und als Kleie zum Viehfutter benutzt wird.

Weizenkleie enthält im Durchschnitt 14,1 pCt. Wasser, 13,5 pCt. Eiweiss, 2,5 pCt. Fett, 31,6 pCt. Kohlehydrate, 30,8 pCt. Rohfaser; Kleie eignet sich infolge ihres erheblichen Eiweiss- und reichlichen Kohlehydratgehaltes als Milch- und Mastfutterstoff (S. 254) für Rinder und Schafe.

Die Bereitung des Brodes beruht im Wesentlichen darauf, dass das Mehl, in der Regel Weizen- oder Roggenmehl, mit Wasser zu einem dicken Brei, dem Teig angerührt und mit Hefe versetzt, bei mittlerer Temperatur (ca. 30° C.) der Gährung überlassen wird. Ein Theil des Stärkemehls wird zunächst in Dextrin übergeführt und zer-

fällt weiterhin in Kohlensäure und Alcohol (S. 109), welche in Gasform zu entweichen strebend den zähen Teig lockern und blasig auftreiben. Der weiteren Gährung wird dadurch ein Ende gemacht, dass der Teig einer hohen Temperatur ausgesetzt, gebacken wird. Dabei dehnen sich die im Teig enthaltenen Gasblasen durch die Hitze noch mehr aus und geben dem Brod jene lockere Beschaffenheit, vermöge deren es leichter von den Verdauungssäften imbibirt und angegriffen wird. Zugleich wird durch die hohe Temperatur die Rindenschicht des Teiges unter Wasserverlust und theilweiser Zersetzung in eine braune Kruste verwandelt, die sehr dextrinreich ist und ihren würzigen Geschmack den gebildeten Zersetzungsproducten verdankt. Der Nährwerth des Brodes hängt ab einmal von seiner Verdaulichkeit, seiner Ausnutzung im Darm — hiervon ist schon oben (S. 164) gehandelt worden —, sodann von seinem Gehalt an Eiweiss und Stärke, etwaigen Beimengungen der Rohfaserhülle u. A. mehr. Weizenbrod (Weissbrod) wird im Darm besser ausgenützt als Roggenbrod (Schwarzbrod). Weissbrod enthält im Mittel in 65 Th. Trockensubstanz 7,1 Th. Eiweiss, 1 Th. Fett, 55 Th. Kohlehydrate und 1 Th. Asche; Schwarzbrod in 60 Th. Trockensubstanz nur 7 Th. Eiweiss, 0.5 Th. Fett, 50 Th. Kohlehydrate. Ein erwachsener Mensch würde, wollte er sich allein von Brod ernähren, 1,6 Kgrm. Brod gebrauchen, nur um seinen Eiweissbedarf zu decken. Eine gute gemischte Kost, welche sowohl den Eiweiss- als den Kohlenstoffbedarf des Menschen deckt und den Darm nicht übermässig belastet, bildet die Combination von 350 Grm. Fleisch, 500 Grm. Brod und 100 Grm. Butter.

Mais und Reis sind ausserordentlich reich an Stärkemehl, dagegen ärmer an Eiweiss, als Weizen und Roggen; sie stehen daher an Nährwerth dem Mehl erheblich nach. In der Regel werden sie nicht roh genossen, sondern nachdem sie mit Wasser gekocht sind, wobei ihr Stärkemehl theils aufquillt, theils in lösliche Stärke übergeht. So zubereitet, wird ihre Stärke und ihr Fett bis auf Spuren, ihr Eiweiss zu 80—85 pCt. resorbirt.

Wegen seines reichen Gehaltes an Kohlehydraten neben ausreichender Eiweissmenge eignet sich der Mais als Mastfutterstoff für Rinder, Schafe und Schweine.

Gerste und Hafer sind vortreffliche Futtermittel inbesondere für Pferde, die bei starker Arbeit auf eine grosse Zufuhr von Fett oder Kohlehydraten angewiesen sind (S. 258). Ihr reichlicher Gehalt an Kohlehydraten, ihr hoher Eiweiss- und mässiger Fettgehalt macht das Körnerfutter zu einem sehr concentrirten. Ihre Ausnutzung im Darm ist auch erheblich grösser als die anderer Futtermittel (S. 164).

Den Cerealien am nächsten stehen die Leguminosen: Erbsen, Linsen, Bohnen; sind sie durch Kochen mit Wasser gequollen und ihre Hülle gesprengt, so werden von ihrem Eiweiss etwa 85 pCt., ihr Fett und Stärkemehl fast vollständig im Darm des Menschen resorbirt. In sehr fein vertheilter und gequollener Form, als Suppen sind daher die Leguminosen sehr schätzbare Nahrungsmittel. Von viel

geringerem Nährwerth sind schon die Kartoffeln: von ihrem spärlich vorhandenen Eiweiss verlässt etwa noch der dritte Theil unverdaut den Körper (S. 164).

In 100 Theilen:	Linsen.	Erbsen.	Bohnen.	Kartoffeln.
Wasser	12,5	14,3	14,8	76,0
Eiweiss	24,8	22,6	23,7	2,0
Fett	1,9	1,7	1,6	0,2
Kohlehydrate	54,8	53,2	49,3	20,6
Holzfaser	3,6	5,5	7,5	0,7
Asche	2,4	2,7	3,1	1,0

Im Reis und vollends in den Kartoffeln finden wir auf einen grossen Gehalt an Stärke nur wenig Eiweiss. Wollte daher ein Mensch sich allein von diesen Stoffen ernähren, so brauchte er, um sich die erforderliche Menge von Eiweiss zuzuführen, 1,9 Kgrm. Reis oder 4,5 Kgrm. Kartoffeln. Sind schon die Reismengen sehr gross, sodass sie der Darm des Menschen schwer bewältigen kann, so werden vollends die an Kartoffeln erforderlichen Quantitäten, auch nur für kurze Zeit, nicht vertragen. Zudem erhält dabei der Körper einen Ueberschuss an Amylaceen, welche im Darm der sauren Gährung anheimfallend Diarrhöen veranlassen (S. 189). Daher gibt man zu diesen Nahrungsmitteln zweckmässig Eiweissstoffe z. B. in Form von Fischen (Häringen) oder noch besser Eiweissstoffe und Fette in Form von Käse oder Buttermilch hinzu und stellt so mit kleineren Mengen von Reis resp. Kartoffeln das zuträgliche Nährstoffverhältniss her.

Infolge ihres grossen Gehaltes an Kohlehydraten stellen die Kartoffeln ein ausgezeichnetes Mastfutter (S. 254) für Schweine und Schafe vor.

Die Gemüse, wie die verschiedenen Kohlarten, die Rüben, der Spargel enthalten 80—92 pCt. Wasser, 1—2 pCt. Eiweissstoffe, 2 bis 4 pCt. Stärke resp. Pflanzengummi, etwas Zucker und etwa 1 bis 1½ pCt. Cellulose. Ihr Nährwerth ist daher ein durchaus geringer.

Von den Futtermitteln verdient noch das Grünfutter (Gras, Klee) und das Rauhfutter (Heu, Stroh) Erwähnung.

In 100 Theilen:	Gras.	Rother Klee.	Wiesenheu.	Roggenstroh	
				gewöhnliches.	gutes.
Wasser	75 0	78,0	13,0	18,6	13,8
Eiweiss	3,0	3,5	9,5	1,5	3,9
Fett	0,8	0,8	3,1	1,5	1,0
Kohlehydrate	13,1	8,0	40,9	32,4	34,7
Holzfaser	6,0	8,0	26,7	43,0	40,1
Asche	2,1	1,7	6,8	3,0	6,5

Von der Ausnutzung dieser Futtermittel im Darm der Pflanzenfresser ist bereits die Rede gewesen (S. 164).

Wie viel von diesen einzelnen Futtermitteln resp. von deren Combination mit Hafer, Kleie, Mais, Gerste etc. als tägliche Ration für die Hausthiere erforderlich ist, lässt sich aus dem oben (S. 254) angeführten Kost- und Futtermaass leicht berechnen; auch ist bereits dort Erwähnung geschehen, dass man bei intendirter Mästung die Kohlehydrate, bei milchliefernden Thieren das Eiweiss im Futter noch vermehren, bei stark arbeitenden Thieren aber alle Nährstoffe, insbesondere Kohlehydrate reichlicher geben muss (S. 258).

Als Futtermittel resp. als Zusatz zu anderem Futter finden eine Reihe von Abfällen aus technischen Gewerben Verwendung. Die bei der Oelgewinnung aus ölhaltigen Samen durch Auspressen derselben als Nebenproduct gewonnenen Oelkuchen (Raps-, Erdnuss-, Leinkuchen) bilden infolge ihres hohen Eiweissgehaltes (30 pCt. und darüber) einen sehr geeigneten Zusatz zu eiweissarmen Futtermitteln, insbesondere für Jungvieh. Kartoffelschlempe, der Rückstand von der Spiritusfabrikation, ist, mit Stroh, Heu etc. gereicht, wegen ihres Eiweissgehaltes (18—20 pCt. im lufttrockenen Zustande) ein gut zu verwerthender Futterstoff. Die bei der Bierbereitung aus Gerste übrig bleibende Gerstenschlempe, die ausgezogenen Malzhülsen oder Bierträber enthalten getrocknet etwa 20 pCt. Eiweiss; sie sind für Rinder und Schweine, weniger für Pferde als Futtermittel geeignet; die rund 17 pCt. an Eiweiss haltigen Malzkeime müssen wegen ihrer trockenen Beschaffenheit mit wässrigen Futtermitteln (Schlempe u. A.) zusammen verabreicht werden. Die abgerahmte saure Milch (Schlickermilch) und das Fleischmehl, die Rückstände von der Fabrikation des Fleischextractes, sind ganz ausgezeichnete Futtermittel für Schweine, das Fleischmehl, das bis zu 70 pCt. Eiweiss enthält, ein geeigneter Mastfutterstoff; beide werden, wie schon erwähnt (S. 164), im Darm des Schweins vollständig ausgenutzt. Neuerdings benutzt man vielfach Fleischmehl auch als Hundefutter, meist mit Getreidemehl vermischt (Hundezwieback, Hundekuchen).

Die pflanzlichen Nahrungsmittel nehmen noch wegen ihres hohen Kaligehaltes besonderes Interesse in Anspruch. Im Durchschnitt enthalten die pflanzlichen Futtermittel 2—8mal so viel Kali als Natron, und dementsprechend nehmen Pflanzenfresser mit dem täglichen Futter 5—12mal so viel Kali als Natron auf. Bunge hat nun gezeigt, dass diese reichliche Aufnahme von Kalisalzen die Ursache ist, weshalb die Herbivoren ein so grosses Kochsalzbedürfniss haben, dass sie ihnen gereichtes Salz mit Begierde lecken. Kohlensaures, phosphorsaures und schwefelsaures Kali setzen sich in Lösungen, die gleichzeitig Kochsalz enthalten, bei Körpertemperatur theilweise derart um, dass kohlensaures, phosphorsaures und schwefelsaures Natron neben Chlorkalium entsteht. Dieser Austausch zwischen den resorbirten Kalisalzen und dem Kochsalz findet nun auch im Blut und in den Gewebssäften statt, und indem nun das Blut sich dieser Salze in den Nieren durch den Harn entledigt, büsst der Organismus der Herbivoren dauernd sowohl Natrium als Chlor ein, daher ihre Gier nach Kochsalz. Manche Herbivoren z. B. Kaninchen zeigen indess durchaus kein solches Verlangen.

10. Die chemischen Processe im Thierkörper.

Der quantitative Vergleich der Einnahmen und Ausgaben des Thierkörpers führt zu der Bilanz, die schon Gegenstand der Betrachtung gewesen ist. Wir wollen nunmehr die Einnahmen und Ausgaben des Thierkörpers ihrer Qualität nach vergleichen, oder genauer ausgedrückt, die Zusammensetzung der Bestandtheile der Nahrung bez. des Thierleibes mit der Zusammensetzung derjenigen Stoffe vergleichen, welche den Thierkörper mit den Ausscheidungen verlassen. Da finden wir denn, dass, vom Wasser und den Salzen abgesehen, die in den Einnahmen und den Ausgaben in gleicher Weise anzutreffen sind, die Hauptbestandtheile der thierischen Nahrung aus organischen hoch zusammengesetzten und niedrig oxydirten Verbindungen bestehen, den Eiweisskörpern, den Fetten und den Kohlehydraten, während wir in den Ausscheidungen vorwiegend Stoffen begegnen, welche entweder gar keine organischen mehr sind, wie die Kohlensäure und das Wasser, oder sich wenigstens auf der Grenze zwischen Anorganischem und Organischem befinden, wie der Harnstoff, das Biamid der Kohlensäure, der ausserordentlich leicht in Kohlensäure und Ammoniak zerfällt (S. 204). Nun ist schon bei der Lehre von der Athmung ausführlich entwickelt worden, dass jeder thierische Organismus der ständigen Zufuhr von Sauerstoff zur Unterhaltung seiner Lebensprocesse bedarf (S. 85). Wir haben weiterhin erkannt, dass bei den Wirbelthieren, welche rothe Blutkörperchen in ihrem Blut führen, der Sauerstoff der Luft in lockere chemische Bindung an das Haemoglobin der rothen Blutkörperchen tritt, dass ferner das arterielle Blut, welches mit Sauerstoff fast gesättigt ist (S. 77), auf dem Wege bis zu den Capillaren keinen irgend erheblichen Verlust seines Sauerstoffgehaltes erleidet, während das venöse Blut einen erheblichen Mindergehalt an Sauerstoff gegenüber dem arteriellen aufweist. Aus letzterer Thatsache ergab sich der Schluss, dass der Verbrauch des Blutsauerstoffs auf dem Wege durch die Capillarbahn erfolgt (S. 80). Dass dieser Vorgang nicht im Capillarblut selbst stattfindet, sondern vielmehr aus diesem der Sauerstoff in die sauerstoffarmen und kohlensäurereichen Gewebe diffundirt bez. von den sauerstoffbedürftigen Geweben gebunden wird, in denen er verbraucht und dafür Kohlensäure gebildet wird, scheint sich aus der Erfahrung von Hoppe-Seyler zu ergeben, wonach mit leicht oxydablen Stoffen, Zucker oder Milchsäure versetztes Blut selbst bei Körpertemperatur nicht oxydirend wirkt, keine wesentliche Abnahme seines Sauerstoffs und Zunahme der CO_2-Bildung zeigt, wohl aber, wie Müller gezeigt hat, wenn das mit Zucker etc. versetzte Blut künstlich durch ein frisch ausgeschnittenes „überlebendes“ Organ z. B. die Niere oder den Muskel geleitet wird, also allseitig mit dem Gewebe in innige Berührung tritt. Endlich spricht dafür die Beobachtung von Pflüger

und Oertmann, wonach Salzfrösche, deren Blut durch $^3/_4$proc. Kochsalzlösung ersetzt ist, annähernd so viel Sauerstoff verbrauchen und CO_2 bilden, als normale blutführende. Man bezeichnet diesen Sauerstoffverbrauch und CO_2-Bildung in den Geweben wohl als innere Athmung oder Gewebsathmung. Dies mit der Eingangs angeführten Zusammensetzung der Ausscheidungen aus dem Thierkörper zusammengehalten, hat man seit Lavoisier ziemlich allgemein den Satz aufgestellt, dass in den thierischen Organismen durch den in der Lunge aufgenommenen Sauerstoff organische Substanz verbrenne; dass durch die Verbrennung der eingeführten Nahrung die organischen Stoffe immer höher oxydirt werden, bis sie der Hauptsache nach als Wasser, Kohlensäure und Harnstoff aus dem Körper austreten. Auch diese Oxydation muss der Hauptsache nach in den Geweben, genauer in den Gewebszellen vor sich gehen, welche dem vorbeiströmenden Capillarblut den für ihre Zersetzungen unerlässlichen Sauerstoff entziehen.

Wenn wir weiter fragen, welches das Material dieser Oxydationen ist und wo diese Umsetzungen erfolgen, so ist zunächst hervorzuheben, dass auch in den Geweben die chemischen Umsetzungen durch die Thätigkeit der Zellen eingeleitet werden. Aus dem in die Gewebsinterstitien gesetzten Bluttranssudat, welches ausser den Bestandtheilen des Blutplasma noch die aus dem Darm resorbirten Nährstoffe enthält, nehmen die Gewebszellen je nach ihren chemischen Affinitäten Stoffe auf, um sie weiterhin durch die jeder Zelle eigene und in den verschiedenen Geweben verschiedenartige Thätigkeit mit Hülfe des dem Capillarblut von den Gewebszellen entzogenen Sauerstoffs zu verarbeiten. Dass indess nicht die Affinitäten des Sauerstoffs allein die Processe, welche im Thierkörper ablaufen, beherrschen, dafür spricht einmal das Vorkommen von Körpern im Harn, die wie die Harnsäure leicht weiter oxydirt werden können, sodann der unveränderte Uebergang von Stoffen in den Harn, welche, wie das Brenzcatechin $C_6H_4(HO)_2$, sonst mit grosser Begierde Sauerstoff aufnehmen, während auf der anderen Seite die sehr schwer oxydirbaren Fette, das Palmitin, Stearin, Olein im Thierkörper vollständig unter Bildung von CO_2 und H_2O zerlegt werden. Endlich treten sogar Reductionsproducte, wie das Urobilin (S. 208), mit dem Harn aus dem Körper heraus. Einer solchen Verbindung von Oxydations- mit Reductionsprocessen begegnet man indess auch ausserhalb des Organismus; bei Verbrennung von Holz bei ungenügendem Zutritt von Sauerstoff bilden sich neben CO_2 und H_2O auch Kohle und andere Reductionsproducte. Zur Erklärung, wodurch die Zerfalls- und Oxydationsprocesse im Thierkörper zu Stande kommen, muss man, da sich die Bedingungen der Aussenwelt von den im Körper herrschenden nur dadurch unterscheiden, dass man es in letzteren mit Zellen, also mit Organismen zu thun hat, die räthselhafte Ursache der Oxydationen in der Organisation des Thierkörpers suchen. Wodurch aber das Organisirte die Fähigkeit der Stoffzerlegung erhält, ist bisher noch nicht in befriedigender Weise festgestellt. Hoppe-Seyler hat die chemischen Processe im Thier-

körper zu den Fäulnissvorgängen in Parallele gestellt; dagegen spricht indess, dass, wie die genauere Untersuchung gelehrt hat, die Fäulnissprocesse im normalen Thierkörper ausschliesslich auf die Darmhöhle beschränkt sind. Nencki wiederum meint, dass bei Gegenwart von Alkalien oder alkalischen Basen und organischen Verbindungen der indifferente Luftsauerstoff in seine Atome gespalten wird, die nun kräftig oxydirend wirken. Sehen wir von dieser einstweilen noch offenen Frage nach der Ursache der Stoffzersetzung ab, so lassen sich die bisher gemachten Erfahrungen über den Ablauf der Zersetzungsprocesse etwa so zusammenfassen: Bei den Stoffzersetzungen im Thierkörper erfolgen für gewöhnlich keine einfachen Oxydationen, sondern es spalten sich complicirte chemische Verbindungen in ihre Componenten (Dissociation), entweder geradeauf ohne Zutritt eines Stoffes (einfache Spaltung), oder unter Aufnahme von Wasser (hydrolytische Spaltung) oder unter Aufnahme von Sauerstoff (oxydative Spaltung); daneben können noch allerlei reductive und synthetische Processe vorkommen.

Danach steht aber jedenfalls so viel fest, dass im thierischen Organismus Spaltungs- und Oxydationsprocesse neben einander herlaufen. Dem entsprechend werden die organischen Stoffe nicht sofort in die letzten Endproducte zersetzt, vielmehr findet dieser Uebergang allmälig durch Mittelglieder statt, Zwischenproducte der Rückbildung oder, wie man sie wohl nennt, der regressiven Metamorphose, die man auch in wechselnden Mengen in verschiedenen Organen und Geweben antrifft. Eine kurze Zusammenstellung der im Thierkörper zwischen dem Eiweiss und dessen Endproduct, dem Harnstoff, vorkommenden N-haltigen Stoffe ergibt bezüglich des Verhältnisses ihres Stickstoffs zum Kohlenstoff folgendes:

die Eiweissstoffe, Chondrin	enthalten	1	Atom	N	auf	4	Atome	C.
Glutin	„	1	„	„	„	$3\frac{1}{6}$	„	„
Glycocoll	„	1	„	„	„	2	„	„
Kreatin und Kreatinin	„	1	„	„	„	$1\frac{1}{3}$	„	„
Harnsäure	„	1	„	„	„	$1\frac{1}{4}$	„	„
Allantoin	„	1	„	„	„	1	„	„
Harnstoff	„	1	„	„	„	$\frac{1}{2}$	„	„

In dem Maasse als die einzelnen Glieder dieser Reihe an Kohlenstoff verarmen, werden sie an Stickstoff und zugleich an Sauerstoff reicher. Von den zwischen Eiweiss und Harnstoff gelegenen, jedenfalls sehr zahlreichen Mittelgliedern kennen wir bislang nur wenige, doch geben diese uns einigen Aufschluss über die Art, wie die Bildung des Harnstoffs zu Stande kommen kann. Leucin, Glycocoll, Asparaginsäure und Ammoniaksalze sind höchst wahrscheinlich als Vorstufen des Harnstoffs im Thierkörper anzusehen; denn führt man die erwähnten Stoffe in den Körper ein, so treten sie nicht als solche, sondern in Form von Harnstoff mit dem Harn heraus. Da nun, wie

wir gesehen haben, Leucin und Asparaginsäure im Darm durch Einwirkung des Pancreasferments auf die Eiweisskörper, Ammoniaksalze durch Fäulniss der Eiweisskörper im Darm entstehen, so ist es wohl gerechtfertigt anzunehmen, dass diese im Darm gebildeten Stoffe nach ihrem Uebertritt in die Körpersäfte weiterhin in den Geweben sich zu Harnstoff umsetzen. Und zwar ist die Bildungsstätte für den Harnstoff in die Leber zu verlegen (S. 199). Wir haben oben gelegentlich des Harns zwei Körper kennen gelernt, das Xanthin und Hypoxanthin (S. 206), welche sich von der Harnsäure durch einen Mindergehalt von 1 resp. 2 Atomen O im Molekül unterscheiden; es dürften daher das Hypoxanthin und Xanthin in der Reihe der regressiven Metamorphose unmittelbar vor der Harnsäure rangiren. Da die Eiweisskörper 1 Atom N auf 4 Atome C, der Harnstoff aber 1 Atom N auf nur $^1/_2$ Atom C enthält, so müssen bei der Abspaltung des Harnstoffs vom Eiweiss N-freie, C-haltige Producte entstehen. Was wird nun aus diesen? Auch sie werden unter der Einwirkung des Sauerstoffs ebenfalls durch eine Reihe von Zwischenstufen, in denen der O-Gehalt immer grösser, der C-Gehalt immer kleiner wird, zumeist wohl bis zu den Endproducten: Kohlensäure und Wasser zersetzt. Ist indess die Menge dieser nach Abspaltung des Harnstoffs vom Eiweiss entstehenden N-losen Stoffe grösser, als bei der jeweiligen Zersetzungsgrösse im Organismus angegriffen werden kann, so wird dieser Ueberschuss höchst wahrscheinlich in Form von Fett abgelagert. Die Beobachtungen Virchow's über die fettige Degeneration der eiweissreichen zelligen Elemente sowie von Hoppe-Seyler und von Voit haben es wahrscheinlich gemacht, dass aus dem zerfallenden Eiweiss eine kohlenstoffreiche Substanz abgespalten wird, aus der sich Fett synthetisch bilden kann. Weiter haben schon Pettenkofer und Voit darauf aufmerksam gemacht, dass nach Abtrennung allen Stickstoffs (als Harnstoff) vom Eiweiss eine Gruppe von C-, H-, O-haltigen Elementen übrig bleibt, von der, nach weiterem Austritt eines kleinen Theiles des C und des O in Form von CO_2, ein Körper von der Zusammensetzung der Fette übrig bleibt. Für eine mögliche Bildung von Fett aus Eiweisskörpern spricht einmal: die Bildung von Fettwachs (Adipocire, aus palmitin- und stearinsaurem Kalk bestehend) in eiweisshaltigen Geweben langsam verwesender Leichen, ferner die Thatsache, dass Kühe bei einem an Eiweissstoffen reicheren Futter auch fettreichere Milch geben, und die an Hündinnen gemachte Erfahrung, dass ausschliessliche Fleischnahrung den Buttergehalt der Milch erhöht (S. 242). Endlich ist die Entstehung fester Fettsäuren, namentlich von Palmitinsäure bei der Fäulniss der Eiweisskörper direct erwiesen worden (S. 157).

Einfacher gestalten sich die Zersetzungsvorgänge bei den Kohlehydraten. Der von aussen eingeführte oder durch die Wirkung des Mund- und Bauchspeichels auf die Amylaceen gebildete Zucker tritt zum grössten Theil als solcher in's Blut über, theils unterliegt er, und zwar in um so grösserem Umfange, je reichlicher die Aufnahme von Amylaceen stattgefunden, im Darm der Umsetzung in Milch- und

Buttersäure (S. 158). In's Blut aufgenommen wird er dann verhältnissmässig rasch zu CO_2 und H_2O zersetzt; von Zwischenproducten, die sich etwa daneben bilden, ist nichts Sicheres bekannt. Für die directe Oxydation des Zuckers spricht die schon von Regnault und Reiset constatirte Thatsache, dass bei Einführung von Amylaceen oder Zucker mit der Nahrung von dem eingeathmeten Sauerstoff ein erheblich grösserer Theil in der Form von Kohlensäure wiedererscheint, als bei Fleischnahrung (S. 82). Werden nun aber Kohlehydrate im Ueberschuss, in erheblich grösseren Mengen als zur Deckung des Bedarfs erforderlich, zugeführt, so fragt es sich, werden auch sie vollständig dem Sauerstoff zur Beute, oder können sie sich in irgend einer Form im Körper aufspeichern. Diese Frage aufzuwerfen, ist man um so mehr berechtigt, als die Erfahrungen rationeller Viehzucht gelehrt haben, dass bei einem Ueberschuss an Kohlehydraten im Futter, vorausgesetzt dass dieses die den Bedarf deckende Eiweissmenge enthält, bei Gänsen, Enten, Schweinen, Kühen und Schafen ein reichlicher Fettansatz, Mästung erzielt wird (S. 254). Man hat daraus auf Fettbildung aus Kohlehydraten geschlossen und für ihre Möglichkeit, ja ihre Wahrscheinlichkeit ausserdem die Erfahrung geltend gemacht, dass die fettarmen Carnivoren bei Zusatz von Kohlehydraten zur Nahrung Fett ansetzen, sowie die Thatsache, dass Bienen, welche ausschliesslich Zucker erhalten, Wachs zu produciren fortfahren, einen Stoff, der den Fetten nahe steht. Indess hat man bei der bis vor Kurzem vorherrschenden Neigung, jede Fettbildung im Körper auf Spaltungen der Eiweissstoffe zurückzuführen, die eben erwähnten Erfahrungen nicht so gedeutet, als sprächen sie für Bildung des Fettes aus Kohlehydraten, vielmehr sie dahin erklärt, dass vermöge der schon bei der Lehre von der Bilanz uns bekannt gewordenen Eigenschaft der Kohlehydrate, bei gleichzeitiger Verabreichung mit Eiweissstoffen die Zersetzung der letzteren ihrer Intensität nach zu beschränken, also eiweissersparend zu wirken (S. 250), der Einfluss der Kohlehydrate auf die Fettbildung nur ein indirecter sei, insofern sie leichter als die Eiweissstoffe unter die Bedingungen des Zerfalls geriethen und, indem sie den Sauerstoff für sich in Beschlag nähmen, die N-freien Spaltungsproducte des Eiweiss vor dem Angriff des Sauerstoffs schützten. Zweifel an der Richtigkeit dieser Deutung, wonach das Fett allein aus Eiweissstoffen hervorgehen sollte, musste zunächst die Grösse dieser so zu Stande kommenden Fettbildung erwecken. Nach Henneberg sollten die Eiweissstoffe 51 pCt., also über die Hälfte ihres Gewichtes an Fett liefern, ein Werth, der sicherlich zu hoch ist. Andererseits sind in der neuesten Zeit bei Omnivoren (Schwein) von Soxhlet, Meissl u. A., bei Herbivoren (Schaf) von Henneberg, bei Vögeln (Gans) von B. Schulze, endlich beim Carnivoren (Hund) von J. Munk so grosse Quantitäten von Fett zum Ansatz gebracht worden, wie solche weder durch das aus dem zersetzten Eiweiss abspaltbare Fett, noch durch das Nahrungsfett hätten geliefert werden können, selbst unter der unmöglichen Annahme, dass aus dem zerfallenden Eiweiss sich

bis zu 51 pCt. Fett bilden kann; für die Entstehung eines Theils von dem unter jenen Bedingungen angesetzten Fett müssen daher die Kohlehydrate als Quellen in Anspruch genommen werden.

Neuerdings sind Erfahrungen bekannt geworden, welche das Verständniss für die Bildung von Fett aus Kohlehydraten eröffnen. Hoppe-Seyler hat gezeigt, dass bei der Fäulniss der Kohlehydrate ausser Milch-, Butter- und Capronsäure auch feste fette Säuren entstehen (S. 158). Da nun bei reichlicher Einführung von Kohlehydraten ein Theil davon im Darm der Fäulniss anheimfällt, wie aus dem sicher nachgewiesenen Auftreten von Milch- und Buttersäure im Darm hervorgeht, so ist es höchst wahrscheinlich, dass dabei auch feste fette Säuren entstehen, aus denen sich, wie wir bald sehen werden (S. 274), im Körper Neutralfette bilden.

Die Fette können, so schwer sie sich sonst durch oxydirende Agentien zersetzen lassen, im Organismus einer vollständigen Auflösung zu CO_2 und H_2O unterliegen. Indess scheint hier die Oxydation keine directe zu sein, sondern durch Zwischenglieder zu Stande zu kommen; durch Oxydation der Fette kann die ganze Reihe der fetten Säuren von der allgemeinen Formel $C_n H_{2n} O_2$ erhalten werden, also Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, Valeriansäure, Capronsäure etc., Körper, welche auch im Thierkörper vorkommen und höchst wahrscheinlich als intermediäre Producte der Fettoxydation anzusehen sind. Wie stellt es sich nun, wenn Fette im Ueberschuss zugeführt werden? Die Annahme, dass die Fettbildung überwiegend auf das mit der Nahrung überschüssig zugeführte und im Körper nicht zersetzte Fett zurückzuführen ist, ist für den Pflanzenfresser von vorn herein nicht wahrscheinlich, weil die bedeutende Fettablagerung bei der Mästung und die so erhebliche, durch die Milch erfolgende Fettausscheidung zu dem Fettgehalt der pflanzlichen Futtermittel in keinem Verhältniss steht, Daraus folgt aber nicht, dass mit der Nahrung überschüssig eingeführtes Fett nur indirecte Bedeutung für die Fettablagerung hat, wie dies eine Zeit lang angenommen worden ist. Das Nahrungsfett sollte in gleicher Weise wie die Kohlehydrate leichter der Zersetzung anheimfallen und dadurch die Spaltungsproducte des Eiweiss, aus denen Fett hervorgeht, vor dem Zerfall schützen. Den überzeugendsten gegentheiligen Beweis haben Lebedeff und J. Munk geliefert: nach reichlicher und längere Zeit fortgesetzter Fütterung eines Hundes mit Hammelfett bez. Rüböl kam ein Fett zur Ablagerung, das dem Hammelfett bez. Rüböl chemisch weit ähnlicher war als dem normalen Hundefett. Damit ist der directe Uebergang des Nahrungsfettes in die Zellen des Thierkörpers sicher erwiesen.

Zu den Oxydationsvorgängen gehört ferner die Bildung der Schwefelsäure. Alle Eiweissstoffe enthalten ausser C, H, O, N auch S im Molekül; dieser Schwefel wird bei der Zersetzung des Eiweiss vom Eiweissmolekül abgespalten, unterliegt weiterhin der Oxydation zu Schwefelsäure, die in Form von Sulfaten (zum kleinen Theil an

aromatische Substanzen gebunden [S. 207]), mit dem Harn aus dem Körper austritt.

Der Chemismus des Thierlebens erscheint somit als eine Summe von Oxydations- und Spaltungsprocessen, im Wesentlichen als ein analytischer Vorgang, vermöge dessen die hoch zusammengesetzten und niedrig oxydirten Bestandtheile des Thierkörpers bez. der von aussen in ihn aufgenommenen Nahrung in einfach zusammengesetzte und hoch oxydirte Verbindungen: Harnstoff, Kohlensäure, Schwefelsäure und Wasser zerfallen und aus dem Körper entfernt werden.

Allein neben diesen Processen finden, nur in beschränkterem Umfange, auch die umgekehrten Vorgänge, synthetische und Reductionsprocesse statt, und gerade die neueste Forschung hat den Kreis unserer diesbezüglichen Kenntnisse wesentlich erweitert. Benzoesäure, innerlich gegeben, verwandelt sich im Organismus unter Paarung mit Glycocoll und Austritt der Elemente des Wassers in Hippursäure (S. 212); ebenso nach Baumann Phenol, innerlich gegeben, unter Paarung mit Schwefelsäure und Austritt von Wasser in Phenolschwefelsäure:

$$C_6H_5.HO + SO_2 \left\{ \begin{matrix} HO \\ HO \end{matrix} \right. = \left. \begin{matrix} C_6H_5.O \\ OH \end{matrix} \right\} SO_2 + H_2O.$$

Danach scheint es, als ob der Organismus im Stande wäre, dem Glycocoll und der Benzoesäure resp. dem Phenol und der Schwefelsäure zusammen 1 Mol. Wasser zu entziehen. Die Leber verwandelt den ihr vom Darm durch die Pfortader zuströmenden Zucker gleichfalls unter Wasserentziehung in Glycogen (S. 197). Man bezeichnet diese Substanzen, insofern sie durch Wasserentziehung entstehen und wiederum unter Aufnahme von Wasser leicht verändert werden, als Anhydride. Auf der anderen Seite werden in den Darm eingeführte feste Fettsäuren (Oel-, Palmitin-, Stearinsäure) im Organismus unter Paarung mit Glycerin zu den entsprechenden Neutralfetten und zwar auch, ohne dass mit den fetten Säuren gleichzeitig Glycerin gegeben war, indem der Körper, wie bei der Hippursäurebildung das Glycocoll, hier das Glycerin selbst hergibt; so gelang es J. Munk, nach längerer reichlicher Fütterung eines abgemagerten Hundes mit den festen Fettsäuren des Hammeltalgs, nicht diese, sondern (neutrales) Hammelfett selbst am Körper des Hundes zur Ablagerung zu bringen. Neuerdings hat Minkowski diese Synthese der Fettsäuren zu Neutralfett auch beim Menschen bestätigen können. Durch diese Erfahrung ist zugleich das Verständniss gewonnen für die Bildung von Neutralfett aus den durch Fäulniss der Eiweissstoffe und Kohlehydrate hervorgegangenen festen Fettsäuren und somit für die directe Fettbildung aus Eiweissstoffen und Kohlehydraten (S. 271 u. 272). Es sind noch andere synthetische oder Reductionsprocesse als im Thierkörper vor sich gehend erkannt, doch würde die nähere Betrachtung derselben uns zu weit führen. Aber selbst für den Fall, dass unsere Kenntnisse nach dieser Richtung noch weiter zunehmen sollten, so viel steht fest,

dass alle diese synthetischen Processe im Thierkörper gegenüber den analytischen, den Spaltungs- und Oxydationsprocessen, quantitativ zurücktreten. Mag auch durch Synthese im Thierkörper Bildung complicirt zusammengesetzter Verbindungen, wie z. B. des (aus 6 Elementen bestehenden) Haemoglobin, zu Stande kommen, immerhin bedarf es dazu des Vorhandenseins organischer Substanzen (zur Bildung des Haemoglobin: der Eiweisskörper); ein Fall von Aufbau einer organischen Substanz aus rein anorganischem Material im Thierkörper ist — wenn wir von der Bildung des an der Grenze von Organischem und Anorganischem stehenden Harnstoffs aus Ammoniaksalzen absehen — bisher nicht constatirt. Noch weniger vermag der Thierkörper die wichtigsten seiner organischen Bestandtheile: Eiweiss, Fette und Kohlehydrate aus Anorganischem aufzubauen, vielmehr kehren durch das Leben der Thiere jene complicirt zusammengesetzten organischen Stoffe wieder zu einfachen anorganischen Verbindungen: Wasser, Kohlensäure, Ammoniak und Schwefelsäure zurück. Wenn nun so der Thierkörper seine organischen Bestandtheile zerstört, ohne dazu befähigt zu sein, sie wieder aufzubauen, so fragt es sich, wo entstehen diese wichtigsten organischen Constituentien des Thierkörpers: die Eiweisskörper, die Fette und Kohlehydrate primär? Einzig und allein in der grünen, Chlorophyll-haltigen Pflanzenzelle. Es führt uns dies auf die, schon von Justus v. Liebig (1840) in den Hauptzügen scharf erkannten Unterschiede im Chemismus zwischen Thier und Pflanze. Auch in den Pflanzen verlaufen fermentative Processe und nachfolgende Oxydationen, doch nur sofern sie kein Blattgrün, Chlorophyll enthalten und von der Sonne nicht beleuchtet sind. Sobald das Sonnenlicht die grünen Pflanzenzellen bestrahlt, ändert sich der Chemismus der Pflanze: die synthetischen und Reductionsprocesse treten in den Vordergrund, während die Spaltungs- und Oxydationsvorgänge jenen gegenüber zurücktreten und von secundärer Bedeutung werden. Der Aufbau sämmtlicher organischen Stoffe erfolgt unter dem Einfluss des Sonnenlichtes in den grünen Pflanzenzellen einzig und allein aus den Molekülen der Kohlensäure CO_2 oder besser ihres Hydrats H_2CO_3; die Aufnahme von CO_2 seitens der Pflanzen aus der Atmosphäre und aus dem Wasser, das sie durch die Wurzeln schöpfen, die Verarbeitung derselben auf synthetischem Wege in mehr oder weniger complicirte organische Verbindungen ist die eigentliche Basis für das Bestehen der Thiere. Durch die Einwirkung des Chlorophylls, welches einen Theil der rothen und gelben Strahlen des Sonnenlichtes absorbirt, auf das Kohlensäurehydrat wird letzteres reducirt, O_2 in Freiheit gesetzt, während C zum Aufbau des Pflanzenkörpers, in erster Linie der Kohlehydrate, sodann der Fette und der ätherischen Oele verwendet wird. Die Eiweissstoffe wie die anderen N-haltigen Stoffe (Asparagin, Solanin etc.) bauen die Pflanzenzellen aus Ammoniak, salpetriger oder Salpetersäure auf, die sie als solche oder als Salpeterverbindungen aus dem Boden oder dem Regen-

wasser aufsaugen, den in das Eiweissmolekül eingehenden Schwefel höchst wahrscheinlich aus den im Boden weitverbreiteten schwefelsauren Salzen.

11. Die Mischungsbestandtheile der Organismen und der Kreislauf des Stoffes in der organischen Natur.

Die Grundstoffe, welche in die Bildung organischer Wesen eingehen und an deren Vorhandensein das Wachsthum und Bestehen der Organismen gebunden ist, sind C, H, O, N, S, P, ferner Cl, Fl, Si, Na, K, Ca, Mg, Fe, Cu.

Eine Hauptrolle, vielleicht die wichtigste unter allen, spielt der Kohlenstoff, insofern es keine organische Verbindung gibt, in der C fehlt, sodass C als dasjenige chemische Element anzusehen ist, an dessen Gegenwart die Eigenthümlichkeit der belebten Natur geknüpft erscheint. In der organischen Natur tritt uns C in Verbindung mit H, O, N, auch S und P in den mannigfachsten Verhältnissen entgegen, sodass man übereingekommen ist, die Chemie des Kohlenstoffs und seiner Verbindungen als die der organischen Körper zu bezeichnen. Während die Pflanzen CO_2 aus der Atmosphäre und aus dem Boden aufsaugen, reduciren ihre Chlorophyll-haltigen Theile unter dem Einfluss des Sonnenlichtes H_2CO_3 zu O_2, H_2O und C, von denen sie C zum Aufbau ihres Körpers zurückbehalten („Assimilation der grünen Pflanzenzellen"), O_2 aber durch die auf ihrer Oberfläche befindlichen Spaltöffnungen aushauchen. Im Dunkeln verhalten sich alle Pflanzen und auch in der Helligkeit die nicht grünen Pflanzentheile z. B. die Keime, die Pilze und die ungefärbten Blüthentheile durchaus wie die Thiere, sie hauchen CO_2 aus und nehmen O auf, und man spricht in dieser Beziehung von einer „Athmung der Pflanzen" im engeren Sinne mit Rücksicht auf deren Uebereinstimmung mit dem nämlichen Vorgange bei der Respiration der Thiere. Bezüglich der Menge der so entstehenden Producte verschwindet jedoch die durch die Pflanzenathmung erzeugte CO_2 gegenüber der O-Menge, welche die grünen Pflanzentheile im Tageslicht aushauchen. Auf diese Weise wird die atmosphärische Luft gewissermassen von dem durch die CO_2-Exhalation der Thiere resultirenden CO_2-Ueberschuss befreit und der stetige O-Verlust der Luft, die Folge der thierischen Respiration, ausgeglichen.

Der Sauerstoff betheiligt sich direct an den Lebensprocessen der Pflanzen; bringt man eine Pflanze in Luft, die keinen O enthält, so steht ihre Entwicklung still, sie stirbt ab. Die absolute Abhängigkeit der Thiere von der Sauerstoffzufuhr haben wir bei der Lehre von der Athmung kennen gelernt (S. 85, 88). Ohne Sauerstoff ist jede Zellthätigkeit, also auch die chemischen Processe, die man in ihrer Gesammtheit als Leben bezeichnet, unmöglich.

Nächst C und O ist Stickstoff der wichtigste Grundstoff. N-haltige Stoffe, in erster Linie Eiweiss, bilden (nächst dem Wasser) den Hauptbestandtheil des Zellprotoplasma. Die Bildung dieser N-haltigen organischen Stoffe anlangend, ist es jedenfalls sicher, dass im Thierkörper derartige Processe, wenn sie überhaupt vorkommen, nur eine untergeordnete Rolle spielen. Dagegen steht es fest, dass die Thiere ihre N-haltigen Bestandtheile im Wesentlichen von den Pflanzen beziehen, aus denen sie direct oder nach vorgängiger Einverleibung in den Organismus von Pflanzenfressern, deren Fleisch die Carnivoren und die Menschen geniessen, in den Körper der Carnivoren und der Menschen gelangt.

Den quantitativen Hauptbestandtheil sowohl der lebenden Organe als der Organismen überhaupt bildet das Wasser; der Körper der Säugethiere enthält insgesammt 64 pCt. seines Gewichtes an Wasser und, wenn man von den Knochen absieht, sogar über 70 pCt. Weder Pflanzen noch Thiere vertragen einen Verlust an Wasser unter eine gewisse Grenze, ohne dauernd unfähig zu werden, ihre chemischen Processe, also auch ihr Leben fortführen zu können. Die Bedeutung des Wassers für die Circulation des Blut- und Lymphstromes, für die Bildung der Verdauungssecrete und die Verdauung der Nährstoffe, für die Ausfuhr der Excrete und für die Verdunstung von der Haut und aus den Lungen ist in den früheren Capiteln bereits gewürdigt worden.

Einen der wesentlichsten Bestandtheile des Organismus repräsentirt der Schwefel, insofern er in sämmtliche Eiweissstoffe eingeht, er gehört also zu den Bildnern des Zellprotoplasma. An ihn reiht sich der Phosphor; wenn er auch nicht in den eigentlichen Eiweisskörpern enthalten ist, so findet er sich doch in dem reichlich verbreiteten Protagon resp. Lecithin und im Nuclein (S. 21), sowie in der Glycerinphosphorsäure, dem Spaltungsproduct des Lecithin. Ausserdem enthalten die Knochen reichlich Calciumphosphat $Ca_3(PO_4)_2$, ja dieses nimmt einen so wesentlichen Antheil an der Knochenbildung, dass man wohl sagen kann: ohne Calciumphosphat ist Knochenbildung unmöglich. Ueber ein Drittel des trocknen Skelets besteht aus Phosphorsäure, was für den erwachsenen Menschen 1100—1500 Grm. ausmacht. Die Thiere nehmen verhältnissmässig viel Phosphorsäure mit der Nahrung auf und scheiden fast eben so viel täglich mit dem Harn und mit dem Koth aus. Die Pflanzen enthalten den Phosphor spärlicher; in erheblicher Menge finden sich organische Verbindungen der Phosphorsäure (Protagon resp. Lecithin und dessen Zersetzungproduct, die Glycerinphosphorsäure) nur in den Keimen und Samen.

Im Speichel und im Magensaft von Dolium galea, einer grossen Schnecke des Mittelmeeres, findet sich nach Troschel freie Schwefelsäure zu fast 3 pCt.

Protagon, ein in microscopischen Nadeln krystallisirender N- und P-haltiger Körper, der besonders reichlich im Gehirn vorkommt (hier von Liebreich entdeckt), löslich in warmem Alcohol, Aether und Chloroform, zerfällt sehr leicht in das phosphorhaltige Lecithin und in das phosphorfreie Cerebrin. Lecithin

findet sich in geringer Menge im Blut, in der Galle, im Chylus etc., reichlich im Eidotter und infolge von Zersetzung des Protagon in der Nervensubstanz; es ist krystallisirbar, unlöslich in Wasser, löslich in Alcohol und Aether, zerfällt sehr leicht in Neurin und Glycerinphosphorsäure $C_3H_9PO_6$.

Das Chlor ist von wesentlicher Bedeutung. Mit Natron verbunden, bildet es als NaCl einen constanten Bestandtheil des Blutplasma und der Lymphe, die davon etwa 0.5 pCt. enthalten. In erheblicher Menge findet es sich meist im Harn vor, spärlicher selbst noch bei NaCl-Hunger (S. 208). Von der Zersetzung des NaCl rührt auch die freie Salzsäure her, welche einen nothwendigen Bestandtheil des Magensaftes von Mensch, Pferd, Schaf, Hund und Katze, vielleicht aller Wirbelthiere bildet. Daneben findet sich Cl in Verbindung mit K als Chlorkalium, besonders in den rothen Blutkörperchen (S. 18) und in den Muskeln. Zum geringen Theil ist Chlorcalcium ein Bestandtheil der Knochenasche.

Fluor kommt sehr spärlich in den Knochen vor, reichlicher in den Zähnen als Fluorcalcium.

Silicium ist zunächst ein Bestandtheil der Pflanzen; die Epidermiszellen der Gräser sind meist mit Kieselsäure SiO_2 imprägnirt; desgleichen findet sich SiO_2 in den Haaren von Menschen und Säugethieren, sowie in den Federn der Vögel vor. Aus den Gräsern geht SiO_2 in den Harn grasfressender Thiere: Pferde, Rinder, Schafe über (S. 211); bei der geringen Löslichkeit der SiO_2 kommt es daher hier nicht selten, besonders bei Schafen, zu Harnconcrementen, die fast nur aus SiO_2 bestehen.

In allen thierischen Organen und Säften kommen entweder Kalium- oder Natriumsalze vor: im Blutplasma und der Lymphe, ferner im Bauchspeichel und in der Galle vorherrschend Na-Salze, in den rothen Blutkörperchen, Muskeln und Nerven, sowie in Milch, Eidotter und Leber vorwiegend K-Salze. Der Harn ist fast immer reicher an Na, als an K. K ist besonders für wachsende Organismen erforderlich (S. 256).

In den Pflanzen steigt und fällt der K-Gehalt im Allgemeinen mit der grösseren oder geringeren Entwicklungsfähigkeit; es findet sich daher K in der Asche aller Pflanzen, aus der es in der Regel als Pottasche K_2CO_3 gewonnen wird. Auch das Kali der Pflanzen hat seinen Urquell in der anorganischen Natur. Ueberall auf der Erdoberfläche findet sich Granit, ein Doppelsalz der Kieselsäure mit Kali und Alaun ($K_2SiO_3 + Al_2O_3.3SiO_2$), der mehr oder weniger verwitterbar ist. Das bei seiner Verwitterung neben SiO_2 frei gewordene Kali wird von den Regen- und Gebirgswässern herabgespült, gelangt so in die Ackerkrume, von dieser in die Pflanzen, aus den Pflanzen in den Körper der Herbivoren und mit dem Fleisch letzterer in den Körper der Carnivoren.

Calcium kommt in jedem Organismus, ja höchst wahrscheinlich in jeder Zelle vor; ebenso finden sich Spuren davon in allen Pflanzenaschen. Calciumphosphat bildet zu fast $^2/_3$ die Grundlage der Knochen, demnächst folgt Calciumcarbonat, zum geringen Theil findet es sich

hier als Chlorcalcium und Fluorcalcium, von welch' letzterem die Zähne erhebliche Antheile enthalten. Im Organismus wird Ca fast stets von geringen Mengen Magnesium begleitet, hauptsächlich $Mg_3(PO_4)_2$, in den Knochen auch etwas $MgCO_3$. Ueberschuss von mit der Nahrung aufgenommenem und resorbirten Mg wird als Phosphat ausgeschieden und gibt hier zu Concrementen in Nieren und Blase, dem sog. Tripelphosphat ($MgNH_4PO_4 + 6$ aq.) nicht selten Veranlassung (S. 216).

$CaCO_3$ findet sich in der Natur in ausgedehnten Gebirgslagern, die Kreide, Jura, Muschelkalk u. s. w. heissen. Die Lösung des $CaCO_3$ aus diesen Gesteinen erfolgt höchst wahrscheinlich durch die Kohlensäure, welche bei der Zersetzung der todten Organismen entsteht und vom Wasser absorbirt wird, ist doch CO_2-haltiges Wasser ein Lösungsmittel für $CaCO_3$. Allein kommt Magnesia kaum vor, stets ist es an die Gegenwart der Kalkerde gebunden: so findet sich Magnesiumcarbonat in der Regel in den Kreidelagern neben $CaCO_3$. Ausser als $MgCO_3$ findet es sich in der Natur als $Mg_3(PO_4)_2$.

Von der Gruppe der schweren Metalle nimmt den bedeutsamsten Antheil an den Lebensprocessen der Organismen das Eisen. In den Pflanzen kommt Eisen nur sparsam vor, reichlicher in den thierischen Organismen. Die rothen Blutkörperchen enthalten in ihrem Haemoglobin Eisen in chemischer Bindung (S. 16). Die Fähigkeit des Haemoglobin, Sauerstoff in lockerer chemischer Verbindung sich anzueignen und an oxydable Stoffe wieder abzugeben, scheint an die Gegenwart des Eisens wesentlich geknüpft. Die Fe-Menge im Gesammtblut des Menschen beträgt etwa 3 Grm., in dem Blut des Pferdes ca. 18 Grm. Sehr geringe Mengen Fe finden sich im Harn, constant enthält auch die Galle Fe und zwar als Phosphat (S. 142 und 146), ebenso sind Fe-Verbindungen im Eidotter und in der Milch nachgewiesen. Ueberschüssig aufgenommenes Fe wird mit dem Koth als Schwefeleisen FeS ausgestossen. Neben dem Eisen findet sich dessen Begleiter in der anorganischen Natur, Mangan in Spuren (namentlich im Blut und in der Galle).

Von anderen schweren Metallen ist nur Kupfer als häufiger Bestandtheil der Leber gefunden worden, aus der es auch, wenigstens beim Mensch und Hund, in die Galle übergeht. Schnecken und Krebse enthalten im Blut neben Eisen auch Kupfer, ebenfalls in organischer Bindung als Haemocyanin. Endlich findet es sich im rothen Pigment der Flügelfedern von Turaco (Pisamfresser).

Die übrigen Metalle: Zink, Blei, Quecksilber, Arsen sind, wo man in Organismen Spuren von ihnen antrifft, wohl stets als accidentelle Bestandtheile anzusehen, die auf irgend welchem Wege zufällig in den Körper hineingelangt hier zurückgehalten worden sind.

Das stoffliche Substrat des Thier- und Pflanzenreiches befindet sich in einem steten Kreislauf. Unter der Einwirkung der Sonnenstrahlen bauen die grünen Pflanzentheile aus Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Schwefelsäure, die sie der Luft und dem Boden entnehmen, die Eiweisskörper, Kohlehydrate und Fette auf (S. 275);

diese organischen Verbindungen des Pflanzenleibes werden von den Thieren entweder direct aufgenommen oder erst, nachdem sie zum Bestandtheil des Körpers des Pflanzenfressers geworden. Aber gleichviel ob Herbivore oder Carnivore, im Organismus beider zerfallen die organischen, ursprünglich der Pflanze entlehnten Verbindungen wieder zu Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, Schwefelsäure und werden in dieser Form aus dem Körper entfernt, nach aussen abgegeben. Mithin sind die Endproducte der Rückbildung oder regressiven Metamorphose im Thierkörper: CO_2, H_2O, NH_3, SO_3 zugleich die Anfangsglieder der schaffenden Thätigkeit, der progressiven Stoffmetamorphose des Pflanzenleibes, oder mit anderen Worten: Die Ausscheidungen der Thiere sind Nahrung für die Pflanze und die Pflanze hinwiederum Nahrung für die Thiere. Es umfasst dieser Kreislauf, wie wir schon gelegentlich des Sauerstoffs (S. 276) betrachtet haben, auch die Bestandtheile der Luft, welche für Thier wie Pflanze einen unentbehrlichen Nahrungsstoff abgibt. Infolge der CO_2-Aufnahme und O-Aushauchung seitens der grünen Pflanzentheile im Sonnenlicht wird die Luft von dem durch die thierische Respiration gesetzten CO_2-Ueberschuss befreit und ihr O-Verlust ständig ausgeglichen. So bedingen sich Thier- und Pflanzenreich gegenseitig.

Zweiter Theil.

Die Leistungen des Thierkörpers.

Der Chemismus des thierischen Stoffwechsels hat sich uns in seinen Hauptzügen als eine Summe von Oxydations- und Spaltungsprocessen enthüllt, durch welche die hoch zusammengesetzten und niedrig oxydirten Bestandtheile des Thierkörpers und der von aussen aufgenommenen Nahrung in einfach zusammengesetzte und hoch oxydirte Verbindungen verwandelt werden (S. 274). Nun treten, wie bekannt, bei den mannigfachen chemischen Vorgängen, namentlich bei Oxydationsprocessen Wärme-, Licht- und Bewegungserscheinungen auf. Wird ein brennbarer Körper z. B. Kohle genügend erhitzt, so vereinigt sich der Kohlenstoff mit grosser Heftigkeit mit dem Sauerstoff der Luft zu Kohlensäure, und dabei entsteht Wärme und, wenn diese bis zum Glühen geht, auch Licht. Verwandelt man durch die Zuleitung der so gebildeten Wärme zu einer eingeschlossenen Wassermasse diese in Dampf, so kann man mittels der gespannten Wasserdämpfe wieder mechanische Arbeit erzeugen; hiervon gibt uns die Dampfmaschine ein Beispiel. Taucht man zwei Metalle in angesäuertes Wasser und verbindet die freien Enden beider durch einen Draht, so entsteht ein electrischer Strom, und mittels desselben kann man ebenfalls Wärme und Lichtwirkungen hervorrufen, Massenbewegungen herbeiführen d. h. mechanische Arbeit verrichten. Die aufgezählten, infolge chemischer Umsetzungen entstehenden Erscheinungen: Wärme, Licht, Electricität und mechanische Arbeit sind, wie die Physik lehrt, Bewegungen, und zwar die drei ersten unsichtbare Bewegungen der kleinsten Theilchen, der Atome, die letzteren sichtbare oder Massenbewegungen, und sie heissen deshalb lebendige Kräfte im Gegensatz zu denjenigen Kraftformen, welche wie die chemischen Affinitäten mit einander verwandter Stoffe selbst keine Bewegung darstellen, sondern nur Spannkräfte, potentielle Energien. So ist, um bei unserem Beispiel zu bleiben, im Kohlenstoff und Sauerstoff eine nicht unbeträchtliche Menge von Spannkraft enthalten; mit dem Moment, wo

beide sich mit einander verbinden, wird diese Spannkraft frei und setzt sich in lebendige Kraft: Wärme, Licht und Bewegung um. Abgesehen von den chemischen gibt es auch mechanische Spannkräfte; wird ein schwerer Klotz an Seilen in die Höhe gezogen, so repräsentirt er nun eine von seiner Masse und der Höhe, zu der er erhoben ist, abhängige mechanische Spannkraft, die mit dem Moment, wo der Klotz losgelassen wird, frei wird und sich in lebendige Kraft: Fallbewegung verwandelt, durch welche wieder mechanische Arbeit verrichtet werden kann.

Dem von Lavoisier (1789) erwiesenen Gesetz von der Erhaltung, von der Unzerstörbarkeit der Materie steht, wie Robert Mayer, v. Helmholtz, Thomson und Joule gezeigt haben, das Gesetz von der Erhaltung der Kraft an der Seite. Ebenso wie die Materie unerzeugbar und unzerstörbar ist, ebenso wie sie aus allen Gemengen, aus allen Verbindungen stets mit demselben Gewicht, mit dem sie in die Verbindung resp. in das Gemenge eingetreten ist, hervorgeht, so ist auch die Kraft unzerstörbar; alle Modificationen der Kräfte, die man wahrnimmt, sind nur Modificationen der Wirkungsformen, in denen sie auftreten. Niemals geht Kraft verloren; wenn sie verschwunden scheint, ist sie nur in eine andere Form übergegangen. Wie chemische Spannkraft in Wärme, Wärme in mechanische Arbeit übergehen kann, haben wir gesehen. Umgekehrt kann man durch mechanische Kräfte z. B. Stoss oder Reibung Wärme, durch Electricität Wärme und durch Wärme wieder Electricität (Thermoelectricität) erzeugen, aber stets geschieht diese Umwandlung der einen Kraftform in die andere nach bestimmten Verhältnissen derart, dass eine bestimmte Wärmemenge in eine bestimmte Arbeitsgrösse oder in eine bestimmte Electricitätsmenge übergeht und umgekehrt. Dem entsprechend besteht ein ganz bestimmtes numerisches Verhältniss zwischen der durch eine bestimmte Arbeitsgrösse zu erzeugenden Wärmemenge und umgekehrt. Joule hat gefunden, dass diejenige Wärmemenge, welche nöthig ist, um 1 Kgrm. Wasser von 0° auf 1° C. zu bringen, äquivalent ist der Arbeit, 1 Kgrm. auf 425 Mtr. zu erheben; somit ist 1 Wärmeeinheit oder Calorie = 425 Kgrm.Mtr. (mk), oder da man 1 Kgrm.Mtr. d. h. die Arbeit, 1 Kgrm. auf 1 Mtr. Höhe zu erheben, als Arbeitseinheit bezeichnet, so ist 1 Wärmeeinheit = 425 Arbeitseinheiten. Man bezeichnet diesen Werth als das mechanische Aequivalent der Wärme.

Gleichwie in der anorganischen Natur, so entstehen auch in dem Thierkörper durch die chemischen Processe der Oxydation und fermentativen Spaltung lebendige Kräfte, die uns in Form von: Wärme, Bewegung und electrischen Erscheinungen entgegentreten. Die wesentlichsten Spannkräfte sind einmal in den in den Thierkörper aufgenommenen zersetzbaren Nährstoffen angehäuft, sodann in dem eingeathmeten Sauerstoff; in dem Maasse, als beide sich mit einander verbinden, wird der in ihnen vorhandene Vorrath von Spannkräften frei und wandelt sich in lebendige Kraft um, die je nach den dabei in Frage kommenden Geweben bald nur in Form von Wärme, bald ver-

bunden mit Bewegung oder Electricität auftritt. Es sind also die Leistungen des Thierkörpers einzig und allein bedingt durch die bei den chemischen Umsetzungen im Organismus, bei den Oxydations- und Spaltungsvorgängen frei werdenden lebendigen Kräfte. Da nun, wie wir gesehen haben (S. 275), die grünen Pflanzenzellen einen Theil der Sonnenstrahlen absorbiren und somit einen Theil der lebendigen Kraft des Sonnenlichtes verschwinden machen und in chemische Spannkräfte umsetzen in Form der oxydablen Stoffe: Eiweiss, Kohlehydrate und Fette, welche die grünen Pflanzenzellen nur unter der Einwirkung des Sonnenlichtes erzeugen und aufhäufen, so sind die Leistungen des Thierkörpers, welche durch die chemischen Umsetzungen jener in den Pflanzen gebildeten Stoffe bedingt sind, in letzter Instanz auf den Kraftvorrath des Sonnenlichtes zurückzuführen und somit nichts Anderes als verwandeltes Sonnenlicht.

1. Die thierische Wärme.

So lange die Säugethiere und Vögel leben, zeigen sie eine von der Umgebung innerhalb weiter Grenzen nur wenig abhängige Blutwärme oder Körpertemperatur, die man auch als ihre Eigenwärme bezeichnet. Man hat früher die Thiere ihrer Eigenwärme nach in Warmblüter und Kaltblüter eingetheilt: zu letzteren rechnete man die sich kalt anfühlenden Reptilien, Amphibien, Fische und sämmtliche wirbellosen Thiere. C. Bergmann hat indess gezeigt, dass auch die Temperatur der sog. Kaltblüter stets, wenn auch nur um wenige Zehntel Grade, die Temperatur des Mediums, in dem sie sich befinden, übersteigt. Der eigentliche Unterschied zwischen Warm- und Kaltblütern besteht darin, dass die Warmblüter ihre Eigenwärme, gleichviel welches die Temperatur des sie umgebenden Mediums ist, gleichviel ob sie sich am Aequator oder in den gemässigten Zonen oder endlich in den Polargegenden befinden, innerhalb erstaunlich enger Grenzen festzuhalten vermögen. Dagegen entbehren die sog. Kaltblüter dieser Fähigkeit; ihre Temperatur schwankt mit der des Mediums, in dem sie leben, auf und nieder; ist aber stets, mindestens um einige Zehntel Grad höher als die des Mediums. Man nennt deshalb die Warmblüter besser: Thiere mit constanter Temperatur oder gleichwarme, homoiotherme Thiere, und die Kaltblüter: Thiere mit variabler Temperatur oder wechselwarme, poikilotherme Thiere.

Man misst die Körpertemperatur der Thiere am besten dadurch, dass man empfindliche Thermometer in gegen Abkühlung geschützte Körperhöhlen einführt und dort so lange liegen lässt, bis die Quecksilbersäule einen constanten Stand zeigt. Man benutzt hierzu vortheilhaft den Mastdarm oder bei weiblichen Thieren die Vagina. Beim Menschen bildet bei an den Thorax fest angelegtem Arm die Achselhöhle eine solche geschlossene Höhle, in welcher sich die Temperatur-

messungen leicht und bequem ausführen lassen. Die so ermittelte Eigenwärme beträgt beim

Mensch	37.3° C.
Pferd, Esel, Rind . .	37,5—38,0° C.
Hund und Katze . . .	38.5—39° C.
Schaf und Kaninchen .	38.0—39.5° C.
Maus	40° C.

Wesentlich höher ist die Eigenwärme der Vögel; sie beträgt bei der Gans 41,5° C., bei Huhn und Taube sogar 42° C. Unter den Poikilothermen zeigen die Reptilien und Schlangen die relativ höchste Körperwärme; bei diesen übersteigt sie um 1—4° C. die Aussentemperatur, bei Fischen und Fröschen nur um 0.05—0,1° C., bei den Wirbellosen (Mollusken und Insekten) bis 1° C.

Die Eigenwärme der Säugethiere zeigt wie die Puls- und Athemfrequenz und die Menge der CO_2-Aushauchung eine tägliche Periode. Am Morgen am niedrigsten, beim Menschen 36.8° C., steigt sie bis 10 Uhr auf 37.1° C. und sinkt von da ab bis Mittag ein wenig (37,03° C.), steigt dann wieder und erreicht gegen 3 Uhr Nachmittag ihren höchsten Stand, 37.5° C. Von da ab sinkt sie successive, ist Abends 8 Uhr auf 37.3°, Abends 11 Uhr auf 36,9° und fällt in der Nacht bis auf 36.7° C. Diese Schwankungen sind hauptsächlich von der Nahrungsaufnahme abhängig: sie sind daher an hungernden Thieren kaum wahrzunehmen und gestalten sich anders, wenn die Hauptmahlzeit resp. die Hauptfütterung auf eine andere Zeit verlegt wird. Die Steigerung der Temperatur nach der Nahrungsaufnahme ist durch das Verdauungsgeschäft, durch die reichlichere Secretion der Verdauungssäfte, zu deren Herstellung die drüsigen Organe energischer thätig sein müssen, bedingt. Nahrungsentziehung hat Absinken der Körpertemperatur zur Folge: bei längerer Inanition sinkt die Temperatur in den letzten Tagen vor dem Hungertod, den man bei Säugethieren bei ca. 30° C., bei Vögeln bei 26° C. hat eintreten sehen.

Ferner schwankt die Eigenwärme mit dem Alter: Neugeborene zeigen eine höhere Körpertemperatur als Erwachsene, in den ersten Tagen 37,9°, dann nur 37,7°, allein sie besitzen zugleich eine geringere Resistenz gegen niedere Umgebungstemperaturen als Erwachsene. Neugeborene Fohlen zeigen in den ersten 5 Tagen etwa 39.3° C.; die Eigenwärme sinkt dann ab, hält sich aber bis zu 5 Jahren auf über 38°, fällt dann bis zu 10 Jahren und erreicht nun die Durchschnittshöhe von 37.8°, um im höheren Alter auf 37.5° und darunter zu sinken. Auch beim Menschen nimmt zwischen dem 40. und 50. Jahre die Eigenwärme, welche bei dem Erwachsenen 37,3° beträgt, bis zu 37.1° ab, um vom 70. Lebensjahre ab wieder auf 37,4—37,5° zu steigen.

Das Geschlecht hat keinen nachweisbaren Einfluss auf die Eigenwärme.

Einen sehr bedeutenden Einfluss auf die Eigenwärme zeigt die Muskelthätigkeit, die Körperbewegung. Beim Menschen steigt durch anstrengende körperliche Arbeit oder durch Laufen, Springen etc.

die Eigenwärme um 0,5—1°, bei Pferden um ca. 1°, bei länger dauerndem Traben sieht man Steigerungen bis zu $1^1/_2$°. Daher sind bei der Krankheit, welche mit fast dauernder krampfhafter Zusammenziehung der Körpermuskeln einhergeht, beim Tetanus, die höchsten Temperaturen beobachtet worden, beim Menschen und Hunde bis zu 44°, beim Pferd sogar bis zu 45° (?). Sind schon Temperaturen von 43° lebensgefährlich, so tritt bei 44° stets der Tod innerhalb sehr kurzer Zeit ein. Umgekehrt sinkt während des Schlafes, also der Muskelruhe, zugleich mit der Puls- und Athemfrequenz und der Grösse der CO_2-Exhalation auch die Eigenwärme.

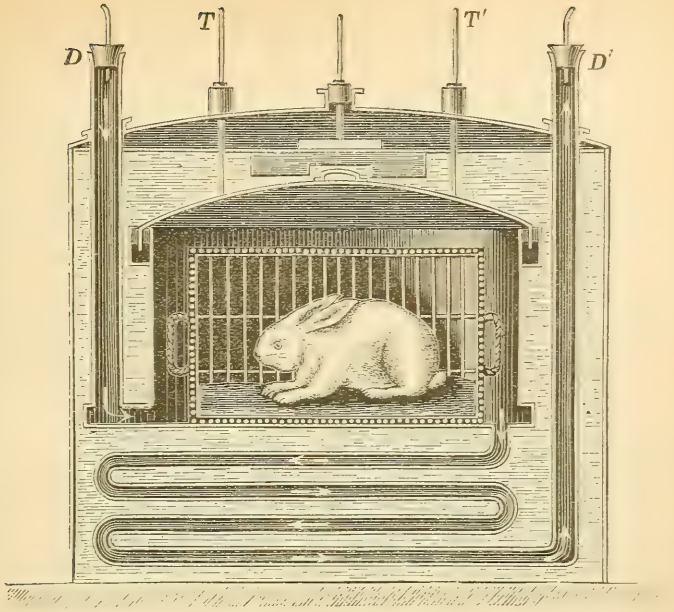
Temperaturtopographie. Nächst der allgemeinen Körpertemperatur interessirt uns die Temperatur der einzelnen Organe und Gewebe, die sog. Temperaturtopographie. Was zunächst die Blutwärme anlangt, so ist dieselbe in verschiedenen Gefässprovinzen verschieden; während sie im Aortenblut des Hundes 38,4° beträgt, ist sie in der Pfortader zu 39,4, in der Lebervene zu 39,8° gefunden worden, in der unteren Hohlvene zu 39,5 und im rechten Herzen zu 38,8°. Dass die höhere Temperatur des aus den grossen Unterleibsdrüsen abfliessenden Blutes nicht nur von der gegen Abkühlung so geschützten Lage dieser Organe, sondern von der Thätigkeit der Drüsen, von den in ihnen stattfindenden chemischen Umsetzungen abhängt, ergibt sich aus den Beobachtungen von Cl. Bernard, der bei einem gefütterten Hund das Blut der Pfortader und Lebervene 2—3° wärmer fand als bei einem hungernden Thiere; bei einem gut gefütterten Hund betrug einmal die Temperatur in der Lebervene 41,3°, der höchste Werth, der überhaupt beim Hund beobachtet worden ist. Im rechten Ventrikel ist die Temperatur im Mittel um 0,3° höher, als im linken; nach Cl. Bernard soll dies auf Abkühlung des Blutes durch die Lungenventilation zurückzuführen, nach Heidenhain zum Theil durch die directe Anlagerung der hoch temperirten Leber an den rechten Ventrikel bedingt sein, während der linke Ventrikel, rings von Lungengewebe umgeben, mehr der Abkühlung ausgesetzt ist. Die oberflächlich gelegenen, Venen des Kopfes und Halses, welche der directen Abkühlung so sehr ausgesetzt sind, zeigen dementsprechend eine sehr niedrige Temperatur, häufig nur 36,5°, die Cruralvene 37,2°.

Da das Blut zu allen Organen fliesst und wiederum von allen Organen abströmt, so sollte man erwarten, dass durch die hierdurch bedingte Wärmeableitung eine Ausgleichung der Temperatur der Organe stattfindet. Indess ist dies nicht vollständig der Fall. Von den Drüsen ist es seit der Entdeckung C. Ludwig's an den Speicheldrüsen bekannt, dass ihre Temperatur, sobald die Drüsen energisch arbeiten, um 1—1,5° die des zuführenden Blutes übersteigen kann. Im Uebrigen hängt die Temperatur einer jeden Körperstelle ab von dem Verhältniss der Grösse der Wärmebildung bez. Wärmezufuhr zu der ihres Wärmeverlustes. Es soll deshalb ein jeder dieser Factoren gesondert betrachtet werden; vorweg sei gleich bemerkt, dass die Temperatur der geschlossenen Körperhöhlen: Mastdarm, Scheide, Blase um 0,8 bis 1° die der durch die äussere Haut gebildeten

Achselhöhle übersteigt. An der äusseren Haut beobachtet man sogar Temperaturen von 33° bis hinab zu 27° C., auf der Nasenspitze und den Ohrläppchen bis hinab zu 23° C.

Wärmeausgaben. Aus der Physik ist bekannt, dass die Wärme sich sowohl durch Strahlung als durch Leitung fortpflanzt. Die Wärmeleitung von einem Theil eines Körpers zum andern oder von einem Körper zu einem andern, ihn unmittelbar berührenden geschieht nach dem Newton'schen Abkühlungsgesetz, wonach die in der Zeiteinheit übergehende Wärmemenge um so grösser ist, je grösser der Querschnitt, je kürzer die Bahn, welche die Wärme zu durchstreichen hat, je dichter also der Körper ist und je grösser endlich die Temperaturdifferenz ist. Dieses Gesetz gilt innerhalb Temperaturen bis 40° C. Wir unterscheiden danach gute und schlechte Wärmeleiter; zu ersteren gehören die Metalle, zu letzteren die Körper von mehr lockerer poröser Beschaffenheit: Luft, Holz, Stroh, Wolle, Haare; mittelmässige Wärmeleiter sind die wasserreichen thierischen Gewebe. Die Strahlung unterscheidet sich von der Leitung dadurch, dass dabei die Wärmemittheilung nicht von Theilchen zu Theilchen stattfindet, sondern durch sinnlich wahrnehmbare Räume hindurch, und zwar erfolgt die Strahlung der Wärme nach denselben Gesetzen wie die Bewegung des Lichtes und in der Regel durch die Luft hindurch, welche selbst ein schlechter Wärmeleiter ist. Endlich kann ein Körper Wärme durch Veränderung seines Aggregatzustandes verlieren, wenn er z. B. aus dem festen in den flüssigen oder aus dem flüssigen in den gasförmigen Zustand übergeht, indem hierbei eine gewisse Wärmemenge latent wird. Allen diesen Wärmeverlusten ist der Thierkörper dauernd ausgesetzt. Mit jeder Exspiration findet eine Wasserverdunstung von der Lunge aus statt, nicht ständig aber doch häufig wird von der Haut aus in Form des Schweisses Wasser abgedunstet. Fortwährend verliert der Thierkörper durch Strahlung und Leitung von seiner Oberfläche Wärme an die ihn umgebende minder temperirte Luft, und zwar ist dieser Wärmeverlust um so grösser, je grösser die Temperaturdifferenz zwischen der Hautoberfläche und der Atmosphäre ist. Endlich werden nicht ganz unerhebliche Wärmemengen dazu verbraucht, um die Einnahmen des Körpers: die Luft, die Speisen und Getränke, welche fast durchweg niederer temperirt sind, als der Körper, auf die Körpertemperatur zu bringen. Die Summe aller dieser Abkühlungen ist um so bedeutender, je grösser die Oberfläche des Körpers und der Temperaturunterschied zwischen dieser und der Aussenluft ist, je mehr Wärme also der Körper durch Strahlung, Leitung und Verdampfung verliert. Die Gesammtmenge der von einem Thier abgegebenen Wärme kann man mittels des Calorimeters bestimmen. Das Wassercalorimeter von Dulong (Fig. 20) besteht aus einem Metallkasten, in welchem das lebende Thier hineingesetzt wird, dieser Kasten ist von einem grösseren umschlossen und der Raum zwischen beiden mit einer gemessenen Menge Wasser ausgefüllt. Von dem kleineren Kasten geht eine Röhre D ab, welche die Wand des grösseren durchsetzend nach aussen mündet und durch welche

Fig. 20.



Wassercalorimeter von Dulong.

das Thier Luft einsaugt. Das die Luft abführende Rohr D_1 verläuft in zahlreichen Schlangenwindungen innerhalb der zwischen den Kastenwänden befindlichen Wasserschicht und gibt an letztere ihre Wärme ab; ebenso die Wände des Innenkastens an das Wasser die Wärme, welche das Thier durch Strahlung, Leitung etc. verloren hat. Zur Verhütung der Wärmeabgabe seitens des Aussenkastens an die Luft umgibt man denselben zweckmässiger Weise noch mit einem Mantel und füllt den Zwischenraum zwischen Mantel und Kasten mit schlechten Wärmeleitern (Werg, Wolle, Haare) aus. Aus der Temperaturzunahme der Wasserschicht von bekannter Menge lässt sich die Wärmeabgabe leicht in Wärmeeinheiten oder Calories berechnen, indem eine Calorie derjenigen Wärmemenge entspricht, welche erforderlich ist, um 1 Liter Wasser von 0^0 auf 1^0 C. zu bringen (S. 282); man bezeichnet sie mit Ca. Für manche Fälle ist es bequemer, als Einheit eine kleinere Grösse zu haben z. B. die Wärmemenge, welche 1 Grm. Wasser um 1^0 C. erwärmt, und bezeichnet letztere zum Unterschiede als „kleine Calorie“ oder ca. Es lässt sich so die Wärmeabgabe des ganzen Thieres für eine bestimmte Zeit ermitteln; um vergleichbare Werthe zu gewinnen, reducirt man sie auf die Körpergewichtseinheit. Nach den corrigirten Bestimmungen von Dulong und Despretz, Gavarret, Scharling, Senator u. A. gibt an Wärme ab:

1 Kgrm.	Pferd	in 1	Stunde	2,1	Ca
1 „	Mensch	„ „	„	2,3	„
1 „	Hammel	„ „	„	2,6	„
1 „	Hund (gross) . . .	„ „	„	2,5	„
1 „	Ente	„ „	„	6,0	„
1 „	Taube	„ „	„	10,1	„
1 „	Ratte	„ „	„	11,3	„
1 „	Sperling	„ „	„	32,0	„
1 „	Grünfinke	„ „	„	38,0	„

Daraus folgt, dass je kleiner das Thier, um so grösser seine Wärmeabgabe ist. Es ist dies auch leicht zu verstehen. Denken wir uns den Thierkörper in Kugelform, so wissen wir, dass die Oberfläche einer Kugel mit dem Quadrat wächst, während ihr Inhalt mit dem Cubus zunimmt. Eine Kugel, deren Inhalt achtmal so viel beträgt als der einer anderen, hat nur eine viermal so grosse Oberfläche, oder mit anderen Worten: je kleiner die Kugel, um so relativ grösser ihre Oberfläche. Das Gleiche trifft für den unregelmässig gestalteten Thierkörper zu; je kleiner das Thier, je geringer sein Körpergewicht, desto grösser ist verhältnissmässig seine Oberfläche, und da die Wärmeabgaben in erster Linie auf Strahlung und Leitung von der Hautoberfläche zurückzuführen sind, so müssen sie um so höher ausfallen, je kleiner das Thier. Dem entsprechend ist der Wärmeverlust der Ente 3mal, der der Taube 6mal, der des Sperlings sogar 15mal so gross, als der des Pferdes. Aus dem nämlichen Grunde ist selbst bei derselben Thierspecies die Wärmeabgabe verhältnissmässig um so grösser, je jünger und kleiner das resp. Thier ist. Während der erwachsene Hund nach Senator, wie oben angeführt, per Kgrm. und Stunde nur 2,5 Ca abgibt, berechnet sich aus Versuchen von Dulong für junge Hunde von ca. 2 Monaten ein Wärmeverlust von 6,4 Ca per Kgrm. und Stunde, demnach beträgt bei letzteren die Wärmeabgabe 2½mal so viel als bei ersteren.

Quelle der thierischen Wärme. Da ungeachtet der ständigen Wärmeausgaben der Körper der Säugethiere eine constante Temperatur über das Medium, in dem die Thiere leben, behält, so muss nothwendiger Weise in ihm selbst eine Wärmequelle vorhanden sein, welche jenen unablässigen Wärmeverlusten die Wage hält. Wo ist nun diese Wärmequelle gelegen und welches ist der Ursprung der thierischen Wärme? Die einfache Antwort hierauf ist: die Wärme wird im Thierkörper selbst erzeugt bei oder besser durch die chemischen Processe, welche sich dauernd in ihm abspielen und welche zum Zerfall der organischen Körper- und der Nahrungsbestandtheile, in letzter Instanz zu Wasser, Kohlensäure, Ammoniak und Schwefelsäure führen. Der Stoffwechsel des Thierkörpers stellt sich in Form von Oxydations- und Spaltungsprocessen dar (S. 274), und dass insbesondere bei ersteren eine reichliche Wärmebildung statthat, ist bekannt. Es ist demnach die thierische Wärme nichts anderes als die Verbrennungswärme der unter dem Ein-

fluss des inspirirten Sauerstoffs verbrannten Eiweisse, Fette und Kohlehydrate; je mehr Kohlensäure und Wasser gebildet wird, je mehr Eiweiss zu Harnstoff zerfällt, desto grösser ist die Wärmebildung. Da nun diese chemischen Processe sich überall im Thierkörper, nur ihrer In- und Extensität nach variirend, abspielen, so muss nothwendiger Weise überall im Körper Wärme gebildet werden. So viel Wärme bei der Verbrennung einer Substanz ausserhalb des Körpers entsteht, genau ebenso viel muss bei der Oxydation innerhalb des Thierkörpers gebildet werden, und zwar gleichviel ob die Oxydation direct bis zu den Endproducten oder erst durch Zwischenstufen hindurch bis zu den Endproducten erfolgt.

So entstehen bei der Verbrennung von

1 Grm.	Wasserstoff zu Wasser . .	34,5 Ca	(nach Favre u. Silbermann)
1 „	Kohlenstoff zu Kohlensäure	8,1 „	„ „ „
1 „	Eiweiss	5,8 „	(nach Rubner)
1 „	Eiweiss (nach Abzug von $^1/_3$ Grm. gebildeten Harnstoff).	4,5 „	„ „
1 „	Fett.	9,4 „	(nach Stohmann)
1 „	Zucker	3,9 „	(nach v. Rechenberg).

Ist aber in der That die gebildete Wärme nur die Verbrennungswärme der im Körper stattfindenden chemischen Processe, in erster Linie der Oxydationen, so muss die Grösse der gebildeten Wärme durch die Verbrennungswärme der im Körper zersetzten Bestandtheile gedeckt werden. Nun ist zwar die Bestimmung der Wärmeabgabe durch das Calorimeter relativ scharf, also auch die der Wärmeabgabe äquivalente Wärmebildung, indessen die Berechnung der im Körper verbrannten Stoffe mit manchen Fehlerquellen behaftet. Sicher ist, dass die gebildete Kohlensäure in bei weitem überwiegender Menge durch Oxydation C-haltiger Bestandtheile der Nahrung und des Thierkörpers entsteht; in wie weit aber das ausgeschiedene Wasser seine Entstehung der Oxydation des Wasserstoffs der Nahrungs- und Körperbestandtheile verdankt und in wie weit der directen Abspaltung von Wasser bei den fermentativen Spaltungsvorgängen oder der Elimination des als solches eingeführten Wassers, lässt sich mit Sicherheit nicht angeben; es sind also die Grundlagen für die Berechnung der Verbrennungswärme hinsichtlich des Wassers noch unsicher. Kein Wunder, wenn daher die Rechnung nicht genau stimmt, sondern sich fast stets ein Deficit herausgestellt hat, von den ersten Versuchen von Dulong und Despretz bis auf die neueste Zeit herab. Unter diesen Umständen ist es schon als ausreichender Beweis dafür, dass die thierische Wärme nichts anderes als die Verbrennungswärme der im Körper oxydirten Stoffe ist, anzusehen, wenn die aus der exspirirten Kohlensäure- und Wassermenge sowie aus der ausgeschiedenen Harnstoffmenge berechnete Verbrennungswärme zu $^9/_{10}$ die in der gegebenen Zeit vom Thier thatsächlich gelieferte Wärmemenge deckt. Zudem liegen eine Reihe von Erfahrungen vor, welche darauf hin-

deuten, dass die thierische Wärme mit dem Stoffwechsel im engsten Zusammenhang steht: die tägliche periodische Wärmeschwankung (S. 284) läuft fast parallel der täglichen Periode der CO_2-Ausscheidung (S. 83), anderseits fällt bei der Inanition mit der CO_2-Ausscheidung auch proportional die Körpertemperatur, während in der Verdauung Wärmeproduction und CO_2-Abgabe zunimmt. Ferner ist entsprechend der reichlicheren O-Aufnahme und grösseren CO_2-Bildung kleinerer Thiere (S. 83) auch ihre Wärmebildung gesteigert. Ebenso entspricht dem lebhaften Gaswechsel und Stoffumsatz bei den Vögeln (S. 82) gegenüber den Säugern eine höhere Eigenwärme der Vögel. Endlich findet man in den drüsigen Organen, in denen nachweisbar sehr lebhafte chemische Processe ablaufen, so in den Speicheldrüsen, der Leber u. A. sehr hohe Temperaturen (S. 285).

Eine nicht unbeträchtliche Wärmemenge entsteht im sonst ruhenden Thierkörper durch Umsetzung von mechanischer Arbeit in Wärme. Die mechanische Arbeit des Herzens, welche den Blutkreislauf unterhält, wird zum grossen Theil durch die Reibungswiderstände des Blutes in den Capillaren consumirt (S. 58) und erscheint in Gestalt von Wärme wieder; ein Theil der mechanischen Arbeit des Herzens, deren Gesammtgrösse (S. 62) für den Menschen 87045 mk = 205 Calorien (S. 282), und für das Pferd 177466 mk = 418 Ca beträgt, kommt also zu den Wärmeeinnahmen.

Grösse der Wärmebildung. Ein erwachsener Mensch von 80 Kgrm. producirt nach einer Berechnung von v. Helmholtz in 24 Stunden etwa 2700 Wärmeeinheiten; diese Wärmemenge würde ausreichen, um eine dem Körpergewicht desselben gleiche Wassermenge von 80 Litern von 0° auf 33,8° C. zu erheben, oder um 27 Liter Wasser von 0° zum Sieden zu erhitzen. Nach Gavarret bildet ein Pferd von 412 Kgrm. in 24 Stunden 20,700 Warmeeinheiten; diese Wärmemenge reicht aus, um das Gewicht des Pferdes in Wasser von 0° auf 50° C. zu erhöhen oder um rund 200 Liter Wasser von 0° zum Kochen zu bringen. Da nun die Temperatur des Säugethierkörpers sich constant erhält, so muss ebensoviel Wärme, als gebildet worden, auch zu Verlust gehen. Es verliert also der Mensch in 24 Stunden 2700, das Pferd rund 20700 Wärmeeinheiten. Wie vertheilt sich nun diese Wärmeabgabe auf die einzelnen Posten, wie gestaltet sich die Wärmebilanz der Säugethiere? v. Helmholtz und Vierordt haben berechnet, dass auf Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der Körperoberfläche fast 80 pCt., auf Verdunstung von den Lungen ca. 13 pCt. des Wärmeverlustes entfallen; der Rest von 7 pCt. vertheilt sich auf die Abgaben behufs Erwärmung der Athemluft, der Speisen und Getränke auf Körpertemperatur. Diese Bilanzaufstellungen gelten, ebenso wie die Schätzung der Grösse der Wärmebildung nur für den ruhenden Mensch resp. das ruhende Pferd.

Vertheilung und Ausgleichung der Wärme. Die chemischen Processe, welche die Quelle der thierischen Wärme sind, verlaufen in den verschiedenen Organen und Geweben mit wechselnder

Lebhaftigkeit, am intensivsten in den Drüsen (S. 285) und, wie wir noch sehen werden, in den Muskeln bei deren Thätigkeit; wenn nun ungeachtet dessen im Innern des Thierkörpers die Temperatur nur wenig variirend gefunden wird, so rührt dies daher, dass das zu allen und von allen Organen strömende Blut vermöge seiner grossen Strömungsgeschwindigkeit die Temperatur mehr weniger zur Ausgleichung bringt; je schneller das Blut einen Theil des Thierkörpers durchströmt, je mehr Blut in der Zeiteinheit ein Organ durchsetzt, desto wärmer erscheint dieses ceteris paribus. Es hängt dies damit zusammen, dass je schneller das Blut strömt, je mehr Blut in der Zeiteinheit zugeführt wird, ein desto reichlicherer Ersatz für die beständigen Wärmeverluste stattfinden kann. Am meisten Wärme gibt die äussere Haut ab, deren Wärmebildung selbst nur gering ist; daher findet man, obwohl ihr stets reichlich Wärme von dem sie durchströmenden und aus dem Körperinnern herkommenden Blut zugeführt wird, auf der Haut die geringste Temperatur, die unter Umständen bis zu 14° C. weniger als die der geschlossenen Körperhöhlen und des Blutes betragen kann (S. 286). Zwischen dieser relativ kalten „Rindenschicht“ und dem Inneren, gewissermassen dem „Kern des Thierkörpers“, in dem sich die höchste und eine fast constante Temperatur findet, liegt eine schmale intermediäre Zone, in welcher die Temperatur von aussen nach innen ansteigt.

Regulation der Eigenwärme. Die Lebensprocesse bei den Homoiothermen können nur bei constanter Temperatur stattfinden oder bei Schwankungen derselben innerhalb sehr enger Grenzen. Nun schwankt aber die Temperatur des Mediums, in dem sie leben, die der Luft innerhalb weiter Grenzen auf und ab, es wird sonach auch ihre Wärmeabgabe beträchtlichen Schwankungen unterworfen sein. Es fragt sich daher, welche Vorkehrungen sind im Organismus zum Schutz gegen erhöhte und erniedrigte Aussentemperatur getroffen? A priori sind zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder der vermehrten oder verminderten Wärmeabgabe passt sich die Wärmeproduction genau an, oder die letztere bleibt mehr oder weniger unverändert, und es kommt die Wärmeconstanz durch Regulation, durch entsprechende Modificirung der Wärmeabgaben zu Stande. Thatsächlich werden zunächst die Wärmeabgaben beschränkt bez. gesteigert und erst, wenn diese Regulation nicht ausreicht, die Wärmeproduction herabgesetzt bez. vermehrt. Die zunächst stärkere Abkühlung bei erniedrigter Aussentemperatur ist mit einem subjectiven Frostgefühl verbunden, welches von der Haut ausgeht, deren glatte Muskelfasern, Mm. arrectores pili, sich infolge der Kälte zusammenziehen und damit die Haut straffer machen, das Volumen der Haut verringern. Ausserdem contrahiren sich die kleinen Blutgefässe der Haut, es fliesst durch die Haut in der Zeiteinheit eine erheblich geringere Blutmenge, und damit ist die wärmeabgebende Oberfläche verringert, es wird weniger Wärme nach aussen abgegeben. Ferner stockt bei Kälte die Schweissabsonderung und die Wasserverdunstung von der Haut,

deuten, dass die thierische Wärme mit dem Stoffwechsel im engsten Zusammenhang steht: die tägliche periodische Wärmeschwankung (S. 284) läuft fast parallel der täglichen Periode der CO_2-Ausscheidung (S. 83), anderseits fällt bei der Inanition mit der CO_2-Ausscheidung auch proportional die Körpertemperatur, während in der Verdauung Wärmeproduction und CO_2-Abgabe zunimmt. Ferner ist entsprechend der reichlicheren O-Aufnahme und grösseren CO_2-Bildung kleinerer Thiere (S. 83) auch ihre Wärmebildung gesteigert. Ebenso entspricht dem lebhaften Gaswechsel und Stoffumsatz bei den Vögeln (S. 82) gegenüber den Säugern eine höhere Eigenwärme der Vögel. Endlich findet man in den drüsigen Organen, in denen nachweisbar sehr lebhafte chemische Processe ablaufen, so in den Speicheldrüsen, der Leber u. A. sehr hohe Temperaturen (S. 285).

Eine nicht unbeträchtliche Wärmemenge entsteht im sonst ruhenden Thierkörper durch Umsetzung von mechanischer Arbeit in Wärme. Die mechanische Arbeit des Herzens, welche den Blutkreislauf unterhält, wird zum grossen Theil durch die Reibungswiderstände des Blutes in den Capillaren consumirt (S. 58) und erscheint in Gestalt von Wärme wieder: ein Theil der mechanischen Arbeit des Herzens, deren Gesammtgrösse (S. 62) für den Menschen 87045 mk = 205 Calorien (S. 282), und für das Pferd 177466 mk = 418 Ca beträgt, kommt also zu den Wärmeeinnahmen.

Grösse der Wärmebildung. Ein erwachsener Mensch von 80 Kgrm. producirt nach einer Berechnung von v. Helmholtz in 24 Stunden etwa 2700 Wärmeeinheiten; diese Wärmemenge würde ausreichen, um eine dem Körpergewicht desselben gleiche Wassermenge von 80 Litern von 0° auf 33,8° C. zu erheben, oder um 27 Liter Wasser von 0° zum Sieden zu erhitzen. Nach Gavarret bildet ein Pferd von 412 Kgrm. in 24 Stunden 20.700 Warmeeinheiten; diese Wärmemenge reicht aus, um das Gewicht des Pferdes in Wasser von 0° auf 50° C. zu erhöhen oder um rund 200 Liter Wasser von 0° zum Kochen zu bringen. Da nun die Temperatur des Säugethierkörpers sich constant erhält, so muss ebensoviel Wärme, als gebildet worden, auch zu Verlust gehen. Es verliert also der Mensch in 24 Stunden 2700, das Pferd rund 20700 Wärmeeinheiten. Wie vertheilt sich nun diese Wärmeabgabe auf die einzelnen Posten, wie gestaltet sich die Wärmebilanz der Säugethiere? v. Helmholtz und Vierordt haben berechnet, dass auf Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der Körperoberfläche fast 80 pCt., auf Verdunstung von den Lungen ca. 13 pCt. des Wärmeverlustes entfallen; der Rest von 7 pCt. vertheilt sich auf die Abgaben behufs Erwärmung der Athemluft, der Speisen und Getränke auf Körpertemperatur. Diese Bilanzaufstellungen gelten, ebenso wie die Schätzung der Grösse der Wärmebildung nur für den ruhenden Mensch resp. das ruhende Pferd.

Vertheilung und Ausgleichung der Wärme. Die chemischen Processe, welche die Quelle der thierischen Wärme sind, verlaufen in den verschiedenen Organen und Geweben mit wechselnder

Lebhaftigkeit, am intensivsten in den Drüsen (S. 285) und, wie wir noch sehen werden, in den Muskeln bei deren Thätigkeit; wenn nun ungeachtet dessen im Innern des Thierkörpers die Temperatur nur wenig variirend gefunden wird, so rührt dies daher, dass das zu allen und von allen Organen strömende Blut vermöge seiner grossen Strömungsgeschwindigkeit die Temperatur mehr weniger zur Ausgleichung bringt; je schneller das Blut einen Theil des Thierkörpers durchströmt, je mehr Blut in der Zeiteinheit ein Organ durchsetzt, desto wärmer erscheint dieses ceteris paribus. Es hängt dies damit zusammen, dass je schneller das Blut strömt, je mehr Blut in der Zeiteinheit zugeführt wird, ein desto reichlicherer Ersatz für die beständigen Wärmeverluste stattfinden kann. Am meisten Wärme gibt die äussere Haut ab, deren Wärmebildung selbst nur gering ist; daher findet man, obwohl ihr stets reichlich Wärme von dem sie durchströmenden und aus dem Körperinnern herkommenden Blut zugeführt wird, auf der Haut die geringste Temperatur, die unter Umständen bis zu 14° C. weniger als die der geschlossenen Körperhöhlen und des Blutes betragen kann (S. 286). Zwischen dieser relativ kalten „Rindenschicht" und dem Inneren, gewissermassen dem „Kern des Thierkörpers", in dem sich die höchste und eine fast constante Temperatur findet, liegt eine schmale intermediäre Zone, in welcher die Temperatur von aussen nach innen ansteigt.

Regulation der Eigenwärme. Die Lebensprocesse bei den Homoiothermen können nur bei constanter Temperatur stattfinden oder bei Schwankungen derselben innerhalb sehr enger Grenzen. Nun schwankt aber die Temperatur des Mediums, in dem sie leben, die der Luft innerhalb weiter Grenzen auf und ab, es wird sonach auch ihre Wärmeabgabe beträchtlichen Schwankungen unterworfen sein. Es fragt sich daher, welche Vorkehrungen sind im Organismus zum Schutz gegen erhöhte und erniedrigte Aussentemperatur getroffen? A priori sind zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder der vermehrten oder verminderten Wärmeabgabe passt sich die Wärmeproduction genau an, oder die letztere bleibt mehr oder weniger unverändert, und es kommt die Wärmeconstanz durch Regulation, durch entsprechende Modificirung der Wärmeabgaben zu Stande. Thatsächlich werden zunächst die Wärmeabgaben beschränkt bez. gesteigert und erst, wenn diese Regulation nicht ausreicht, die Wärmeproduction herabgesetzt bez. vermehrt. Die zunächst stärkere Abkühlung bei erniedrigter Aussentemperatur ist mit einem subjectiven Frostgefühl verbunden, welches von der Haut ausgeht, deren glatte Muskelfasern, Mm. arrectores pili, sich infolge der Kälte zusammenziehen und damit die Haut straffer machen, das Volumen der Haut verringern. Ausserdem contrahiren sich die kleinen Blutgefässe der Haut, es fliesst durch die Haut in der Zeiteinheit eine erheblich geringere Blutmenge, und damit ist die wärmeabgebende Oberfläche verringert, es wird weniger Wärme nach aussen abgegeben. Ferner stockt bei Kälte die Schweissabsonderung und die Wasserverdunstung von der Haut,

welche sonst erhebliche Wärmemengen bindet, latent macht. Die Einschiebung des Panniculus adiposus, einer schlecht wärmeleitenden, isolirenden Schicht zwischen die Haut und das Körperinnere beschränkt, wie schon C. Bergmann hervorgehoben, die Wechselwirkung zwischen beiden vorzugsweise auf das cirkulirende Blut. Allein diese Regulationsvorrichtungen seitens der unbedeckten Haut reichen nach Senator und Adamkiewicz nur so lange aus, als die Aussentemperatur sich höchstens um 10–12° C. von der Temperatur der Haut entfernt. Darunter hinaus bedarf es weiterer Schutzmittel. Die Wärmeabgabe von der Haut wird noch dadurch herabgesetzt, dass die Thiere im Winter eine dichtere Kleidung anlegen, sich mit schlechten Wärmeleitern umgeben. Der Mensch kleidet sich bei Kälte wärmer, er legt die Wärme schlecht leitende Wollstoffe an, bei den Thieren werden zum Winter die Haare, der Pelz resp. die Federn dichter. Diese schlechten Wärmeleiter spielen dadurch eine Rolle, dass an der Haut gewissermassen eine stehende Luftschicht erzeugt wird, welche die Abkühlung in gleicher Weise beschränkt, wie die stehende Luftschicht zwischen den Doppelfenstern die Abkühlung unserer Wohnräume. Soll dieser Schutz aber wirksam sein, so müssen Haut, Haare oder Federn trocken sein; wird der Pelz nass, so hört der Schutz auf. Bei den in Wasser lebenden Säugern (Flossenfüsser und Walthiere), denen der Pelz in dieser Hinsicht gar nichts nützen würde, tritt das Unterhautfettgewebe in um so reichlicherer Entwicklung auf und dient hier als ein wirksames Mittel zur Beschränkung der Wärmeableitung. Indessen scheint auch dieser durch Bedeckung bez. durch das Fettpolster der Haut gelieferte Schutz gegen Abkühlung bei sehr starker Differenz zwischen Haut- und Aussentemperatur nicht auszureichen, die Wärmeabgabe nach aussen steigt an, und zur Erhaltung der Temperaturconstanz muss nun auch die Wärmebildung dem entsprechend zunehmen. Infolge der so gesteigerten Zersetzung und Oxydation im Körper macht sich ein stärkeres Nahrungsbedürfniss geltend; instinctiv nehmen die Menschen im Winter mehr Fettspeisen zu sich; die Fette sind ausgezeichnete Wärmebildner, indem ihre Verbrennungswärme doppelt so gross ist, als die der Eiweisse (bis zu Harnstoff) und fast $2^1/_2$mal so gross als die der Kohlehydrate (S. 289). Endlich bewegen sich auch die Thiere in der Kälte lebhafter als bei warmer Aussentemperatur; dass der Muskel bei seiner Contraction, welche gleichfalls mit Vermehrung der CO_2-Bildung einhergeht, der Herd einer beträchtlichen Wärmebildung ist, werden wir später des Näheren betrachten (S. 318); hier sei diese Thatsache nur angeführt. Aber abgesehen von der mit der wahrnehmbaren Muskelbewegung verbundenen gesteigerten Wärmebildung haben wir schon die ausserordentlich bedeutsame Erfahrung von Zuntz und Pflüger kennen gelernt (S. 258), dass die Kälte als Reiz auf die Hautnerven wirkt und dass infolge dieses Reizes es auf nervösem Wege, auch ohne dass eine sichtbare Muskelcontraction eintritt, zu einer Steigerung der chemischen Processe im Muskel und damit auch zu vermehrter Wärmebildung kommt. Wir können auf

diese Erscheinung erst bei der Lehre vom chemischen Reflextonus gelegentlich der Physiologie des Rückenmarks eingehen.

Steigt die Aussentemperatur, so erschlaffen die Muskelfasern der Haut, die Blutgefässe der Haut erweitern sich, es findet nun seitens des reichlicher zuströmenden Blutes eine erhöhte Wärmeabgabe statt. Die Haut wird feucht, die Schweissdrüsen beginnen zu secerniren, weiterhin bricht profuser Schweiss aus, der Schweiss verdampft und bindet d. h. macht eine grosse Wärmemenge latent. Es kommt in erster Linie der Schweisssecretion eine bedeutsame Rolle für die Regulation der Eigenwärme zu. Je heisser und trockner die Luft, desto mehr Schweiss wird abgesondert und desto mehr Wärme wird durch den verdunstenden Schweiss dem Körper entzogen. Endlich legt der Mensch bei hoher Aussentemperatur leichtere Kleidung an, mit Beginn der wärmeren Jahreszeit verlieren die Thiere ihr dichtes straffes Winterhaar. Abgesehen von der so bewirkten Steigerung der Wärmeabgaben des Körpers nimmt auch die Wärmebildung ab: das Nahrungsbedürfniss ist geringer, in heissen Klimaten nehmen die Menschen weniger Fett zu sich, auch verhalten sich Menschen und Thiere bei hoher Aussentemperatur möglichst ruhig und bilden bei geringerer Muskelthätigkeit auch weniger Wärme. Endlich werden in der Wärme, ebenfalls auf dem Wege des chemischen Reflextonus, die chemischen Processe und damit die Wärmebildung in den Muskeln herabgesetzt.

Grenzen der Wärmeregulation. Die eben geschilderte Regulation besteht indess nur innerhalb gewisser Grenzen nach oben und unten. Schon der Aufenthalt in einem Medium, dessen Temperatur der des Körpers nahe kommt, also von ca. 37—40° C. führt zu grossen Beschwerden, besonders wenn die Luft für ihre Temperatur feucht d. h. mit Wasserdampf nahezu gesättigt ist. Alsdann kann der Thierkörper weder durch Strahlung noch durch Leitung noch durch Verdunstung Wärme abgeben, es steigt somit seine Eigenwärme und zwischen 43 und 44° C. tritt bei sehr gesteigerter Puls- und Athemfrequenz (Wärmedyspnoe) der Tod unter Krämpfen ein. In einem Dampfbad von 60° starben Katzen und Kaninchen nach 4 Stunden, in heisser Luft von 80° Hunde schon nach ½ Stunde. Aber auch zu grosse Kälte wirkt infolge der allzu reichlichen Wärmeabgabe, die nicht durch eine entsprechende Steigerung der Wärmeproduction compensirt wird, auf Säugethiere deletär. Durch Eintauchen in Eiswasser kann man im Laufe von wenigen Stunden die Temperatur von Kaninchen bis auf 20° C. herabsetzen, dann sterben die Thiere; bringt man, wenn die Temperatur auf 26° gesunken ist, die Thiere in höhere Temperaturen, so können sie sich nach Horvath wieder erholen und allmälig ihre Eigenwärme wiedererlangen. Ein Hund, dessem Temperatur 39,5° betrug, verlor nach Colin durch Eintauchen des Rumpfes und der Beine in Wasser von 16° pro Stunde 2—4° und nach 7 Stunden, als seine Temperatur auf 20° gefallen war, trat der Tod ein. Aufenthalt in kalter Luft wird von den Thieren besser vertragen, als im gleich temperirten kalten Wasser, weil letzteres, ein besserer

Wärmeleiter als die Luft, schneller und reichlicher Wärme entzieht als die kalte Luft.

Nach Bedecken der ganzen Hautoberfläche oder des grössten Theils der Haut, bei dem sog. Ueberfirnissen der Haut hat man bei Warmblütern zumeist tödtlichen Ausgang gesehen; dass der Ausfall der Hautathmung bez. die Retention hypothetischer (nicht nachgewiesener) schädlicher Stoffe infolge unterdrückter Hautathmung nicht die Ursache des Todes sein kann, ist bereits berührt worden (S. 233). Rosenthal und Laschkewitsch haben gezeigt, dass bei theilweiser Firnissung der Hautoberfläche die darunter liegenden Hautgefässe stark erweitert sind und nun in kalter Umgebung bedeutend mehr Wärme abgeben als gleich grosse ungefirnisste, daher sinkt die Körpertemperatur allmälig tiefer und tiefer und bei 20° C. tritt der Tod ein. Wurde die Wärmeabgabe dadurch verhütet, dass die gefirnissten Thiere mit schlechten Wärmeleitern (Watte) umhüllt wurden, so sank die Eigenwärme nicht und die Thiere blieben am Leben; ebenso wenig zeigen sich abnorme Erscheinungen, wenn man solche Thiere in einem auf 20—25° C. temperirten Raum hält.

Nach Verletzungen des Rückenmarks und verschiedener Hirntheile (Pons, Pedunculi, Gross- und Kleinhirn) hat man bald Steigerung, bald Sinken sowohl der Gesammttemperatur als der localen Temperatur gesehen, die nach Rosenthal auf vasomotorische Einflüsse d. h. Erweiterung bez. Verengerung der Gefässe und dadurch bedingte gesteigerte bez. verringerte Wärmeabgabe zurückzuführen ist; an dem Sinken der Temperatur nach Rückenmarksdurchschneidung mag zum grossen Theil auch der Ausfall der hauptsächlichsten Quelle der Wärmeproduction, nämlich der Muskelbewegung Schuld sein. Ein directer Einfluss auf die Wärmeproduction ist von Aronsohn und Sachs nur nach Läsionen des Streifenhügels und des basalen Marklagers nachgewiesen.

In verschiedenen, mit bedeutenden Temperatursteigerungen einhergehenden Krankheiten, namentlich beim Tetanus und bei Infectionskrankheiten, ist unmittelbar nach dem Tode ein schnelles Ansteigen der Temperatur beobachtet worden bis zu 44,7° C., dem höchsten beim Menschen gefundenen Werthe, die sog. postmortale Temperatursteigerung; es beruht dieselbe auf einer Fortdauer der Wärmebildung noch während einer gewissen Zeit nach dem Tode, wahrscheinlich ist auch die nach Fick und Schiffer mit der Todtenstarre der Muskeln resp. mit der Gerinnung des Blutes verbundene Wärmeentwicklung dabei betheiligt. Andererseits ist infolge der sistirten Blutcirculation eine der wesentlichsten Quellen der Abkühlung des Körpers beträchtlich herabgesetzt; der todte Körper muss daher bedeutend weniger Wärme verlieren als der lebende, in welchem der Blutkreislauf lebhaft vor sich geht, endlich fällt auch der Wärmeverlust an die Luft in den Lungen und durch Wasserverdunstung fort.

Winterschlaf. Unter den Säugethieren haben zeitweilig inconstante Körpertemperatur: Murmelthier, Siebenschläfer, Haselmaus, Igel, Hamster, brauner Bär, Dachs, Ziesel, Fledermaus. Sie verfallen bei niederer Aussentemperatur (+ 5 bis—8° C.) in einen lethargischen Schlaf, den sog. Winterschlaf. Die Zahl der Athemzüge beträgt beim Murmelthier 7—8, bei der Haselmaus 9—10 und auch der Puls ist dem entsprechend verzögert, seine Frequenz beträgt 24—36 in der Minute. Bei einer Aussentemperatur von 1° beträgt die Eigenwärme derselben nur 3—5°, sodass sie sich ganz kalt anfühlen. Während des Winter-

schlafs nehmen diese Thiere keine Nahrung zu sich; ihre Sauerstoffaufnahme ist nach Regnault und Reiset auf $^1/_{30}$ derjenigen O-Menge reducirt, welche während des Wachens die normale ist, und von diesem aufgenommenen Sauerstoff erscheint nur $^2/_5$—$^1/_2$ in der ausgeschiedenen CO_2 wieder, der respiratorische Quotient (S. 82) beträgt nur 0,4—0,5. Da nun bei der geringen Eigenwärme der Thiere ein nur ausserordentlich geringer Verlust von Wasser in Dampfform stattfindet, so nehmen die Thiere noch an Gewicht zu, indem sie $^1/_2$—$^3/_5$ des aufgenommenen Sauerstoffs im Körper aufspeichern. Im Frühjahr erwachen sie abgemagert, mit verzehrtem Fett. Ebenso erwachen Winterschläfer, sobald die Temperatur der Umgebung erhöht wird, oder durch äussere Reize aller Art. Mit dem Erwachen steigt ihre Körperwärme schnell an und erreicht binnen wenigen Stunden das Maximum, wie vor dem Einschlafen.

Die Temperatur wechselwarmer Thiere zeigt sich nur wenig über die des Mediums, in dem sie sich befinden, erhöht. Vergrössert man die Masse der Thiere dadurch, dass man sie in grössere Menge zusammensperrt, so steigt auch ihre Temperatur erheblich. Bei einer Aussentemperatur von 0^0 findet man im Bienenstock eine Temperatur von $3-4^0$; nach Regnault und Reiset steigt ein Thermometer, in einen mit lebenden Maikäfern gefüllten Sack gesteckt, um $^3/_4{}^0$ C. über die Aussentemperatur. Fische haben eine Eigenwärme, welche die des Wassers um $1-1^1/_2{}^0$ übertrifft.

Wärmebildung bei Arbeitsleistung. Alle unsere bisherigen Betrachtungen über den Wärmehaushalt des Thierkörpers galten nur für den Fall des (abgesehen von der zur Unterhaltung des Lebens erforderlichen Thätigkeit der Athem- und des Herzmuskels) vollkommen ruhenden Säugethierkörpers, in welchen also fast die gesammte Verbrennungswärme der Ingesta resp. des zersetzten Körpermaterials in Wärme übergeführt wird. Wenn nun der Thierkörper mechanische Arbeit nach aussen leistet, so wird nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft (S. 282) ein Theil dieser Verbrennungswärme in mechanische Arbeit verwandelt. Es fragt sich, ein wie grosser Bruchtheil dieser Wärme in mechanische Kraft umgesetzt werden kann? Für die der thierischen Maschine in dieser Hinsicht sehr ähnlichen Verhältnisse unserer Dampfmaschinen hat es sich ergeben, dass theoretisch höchstens $^1/_8$ der dem Kesselwasser mitgetheilten Wärme in Arbeit verwandelt werden kann, $^7/_8$ gehen als freie Wärme unbenutzt fort: in der Praxis wird sogar nur $^1/_{12}$ der durch die Verbrennung der Kohle erzeugten Wärme in Arbeit verwandelt. Erheblich günstiger als die Dampfmaschinen ist in dieser Beziehung der thierische Körper angelegt, da dieser nach v. Helmholtz und Fick in maximo 20—30 pCt. seiner Verbrennungswärme in Arbeit umsetzen kann. Verrichtet der Körper Arbeit, so sind auch seine Wärmeeinnahmen erheblich vergrössert, wie schon aus der Zunahme der CO_2-Aushauchung und der Eigenwärme bei der Muskelthätigkeit hervorgeht. Ausführlicher werden wir uns hiermit bei der Lehre von den chemischen Umsetzungen und der Wärmebildung im thätigen Muskel zu beschäftigen haben.

2. Physiologie der Bewegungen.

Die verschiedenen Formen von Bewegungen, die wir im Pflanzen- und Thierreich antreffen, lassen sich, wenn wir von der Molecularbewegung absehen, im Wesentlichen in drei Gruppen bringen: die Protoplasmabewegung, die Flimmerbewegung und die Muskelbewegung.

Robert Brown beobachtete zuerst die Molecularbewegung, welche feine anorganische wie organische Theilchen (Zinnober, Kohlenpulver) in tropfbaren Flüssigkeiten unter dem Microscop zeigen. Auch die im Inneren lebender Zellen in klarer Flüssigkeit schwimmenden Körnchen, so der Speichel-, Schleim- und Eiterkörperchen lassen eine Molecularbewegung erkennen. Hier handelt es sich nur um Strömungen in der Flüssigkeit, durch welche die leichten in ihr schwimmenden Theilchen fortgerissen werden, also um rein passive Bewegungen.

Protoplasmabewegung. Bei den niedersten organischen Wesen, den Protozoën, welche nur aus Klümpchen einer festweichen gallertartigen Masse, aus Protoplasma bestehen, in dem zuweilen noch ein bläschenartiger Kern zu erkennen ist, findet sich wie in den Pflanzenzellen die sog. Protoplasmabewegung. Die Veränderung des Protoplasma würde man an und für sich, da dieses homogen und durchsichtig ist, nicht erkennen; vielmehr sind es nur die Körnchen im Innern, aus deren Bewegung man die des Protoplasma erschliesst. Zu jenen Thieren gehören die Rhizopoden, Myxomyceten und Polythalamien; die bekanntesten von ihnen sind die Amoeben. Die letzteren, welche an Umfang die weissen Blutzellen um ein Vielfaches übertreffen, sieht man, neben der ebenfalls wahrnehmbaren Körnchenbewegung im Innern, einzelne Fortsätze hervorstrecken, die nach und nach sich verlängern, verdicken, den grössten Theil des Protoplasma in sich aufnehmen und so eine Ortsverschiebung des Zellleibs bewirken; oder die Fortsätze werden auch wieder eingezogen, an anderen Stellen neue vorgeschoben u. s. f. Bei den beschalten Rhizopoden z. B. den Gromien sitzt das Thier im Innern einer zarten kalkhaltigen Hülle und tritt mittels feiner Fortsätze, der sog. Scheinfüsse oder Pseudopodien, durch eine bis sehr zahlreiche Oeffnungen der Schale mit der Aussenwelt in Verkehr. Ausser diesen kriechenden Ortsbewegungen sieht man jene Thiere Fortsätze über in dem umgebenden Wasser suspendirte Pigment- und Fetttröpfchen ausstrecken und mit Hülfe derselben in ihr Inneres aufnehmen, „fressen", wie man zu sagen pflegt. Höhere Temperaturen bis zur Blutwärme hinauf beschleunigen nach M. Schultze die Bewegungen, über 50° C. hinaus sistirt die Bewegung, das Eiweiss des Protoplasma gerinnt. Die ganz analogen Bewegungen, welche die weissen Blutkörperchen zeigen (S. 20), bezeichnet man deshalb als amöboid.

Aehnliche Bewegungen des Protoplasma beobachtet man in den Pflanzen-

zellen; hier sind sie besonders schön zu erkennen, weil die Körnchen, deren Bewegung man allein sieht, in bestimmter Anordnung sich finden. Man sieht hier, sehr schön z. B. bei der Vallisneria spiralis, innerhalb der langgestreckten Parenchymzellen die Chlorophyllkörnchen meist zu mehreren neben einander hart an der Zellwand entlang durch die Zellen herumgeführt werden, also z. B. an der oberen Längswand von rechts nach links, dann die kurze Seitenwand entlang, um an der unteren Längswand von links nach rechts zu ziehen u. s. f. Eine ähnliche Bewegung grosser Körner bieten die Internodien der Charen (Algen der Torf- und Salzwässer) dar. Dieses Herumbewegen bezeichnet man als „Rotation", im Gegensatz zu der „Circulation" (der Botaniker), die man besonders schön an den Filamenthaaren der Staubfäden von der Tradescantia virginica beobachtet.

Dem Chamaeleon (einer etwa $^1/_2$ Mtr. langen Eidechse) kommt die Eigenschaft zu, unter gewissen Bedingungen seine Farbe zu verändern. Brücke hat diese Erscheinung auf die Protoplasmabewegung, welche die in seiner Haut gelegenen Pigmentzellen zeigen, zurückgeführt. Durchschnitt er diesen Thieren eine Anzahl von Hautnerven oder vergiftete er sie mit Strychnin, so änderte sich die Hautfarbe. Hiermit ist der Einfluss des Nervensystems auf diese besondere Art von Protoplasmabewegung sicher gestellt. Endlich sollen auch die Zellen des fibrillären Bindegewebes und der Hornhaut Protoplasmabewegung zeigen.

Das Protoplasma besteht, wie jede thierische Zelle aus Wasser, Eiweiss, Kohlehydrat (Glycogen), Fett (Fettkörnchen, Spur von Cholestearin und Lecithin), endlich Salzen (Natrium und Kalium in Verbindung mit Chlor und Phosphorsäure).

Bei den niedrigsten pflanzlichen und thierischen Wesen, so den in neuester Zeit als Erregern der Fäulniss und insbesonders ansteckender Krankheiten (Milzbrand, Rückfallfieber u. A.) vielgenannten und studirten Schizomyceten oder Spaltpilzen, den Micrococcen und Bacterien, sehr kleinen länglichen oder stäbchenförmigen Körperchen, welche meist in Haufen gelagert sich schneller oder langsamer zitternd bewegen, ist es schwer zu unterscheiden, ob man es mit selbständiger oder Molecularbewegung zu thun hat. Indess muss man nach vielfachen Beobachtungen auch diesen niedersten Wesen wohl die Fähigkeit selbständiger Bewegung zuerkennen.

Flimmerbewegung (Wimper-, Cilienbewegung). Obwohl die Erscheinung, dass in der Nähe von thierischen Schleimhäuten z. B. Kiemen von Muscheln lebhafte Bewegung kleiner an diese grenzender Theilchen stattfindet, schon seit Jahrhunderten bekannt ist, haben doch erst vor 55 Jahren Purkinje und Valentin den Urquell dieser Bewegung in einer unermesslichen Zahl von Härchen entdeckt, welche man unter den Mikroskop in lebhaft wogender Bewegung sieht, wie wenn der Wind über ein von der Sonne beleuchtetes Aehrenfeld streicht. Alle Härchen schlagen nach der nämlichen Richtung; die dadurch erzeugte Bewegung der Flüssigkeit ist auch erst an feinen in der Flüssigkeit suspendirten Körnchen, welche mit grosser Schnelligkeit fortgetrieben werden, zu erkennen. Die ganze Fläche ist mit pyramidalen bis cylindrischen Epithelzellen bedeckt, auf deren Basalfläche die Flimmerhaare und zwar zu je 3—30 an Zahl aufsitzen; die Länge der Flimmerhaare ist etwa $^1/_{400}$ Linie. In der Luftröhre

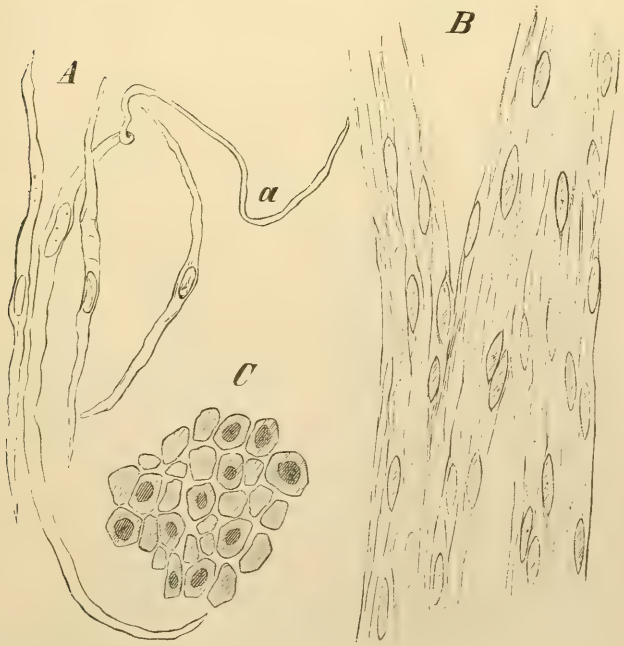
des Kaninchens sollen nach angestellten Zählungen 10 Millionen solcher Härchen vorkommen. Im Körper der Säugethiere sind mit Flimmerzellen ausgekleidet: das Innere der knöchernen Nasenhöhle bis zu den Choanen, die Tuba Eustachii, der Aditus glottidis, die Morgagni'schen Ventrikel zwischen den wahren und falschen Stimmbändern, die Luftröhre bis tief hinunter in die Bronchioli (nur die trichterförmigen Enderweiterungen und die Alveolen [S. 72] flimmern nicht). Hier dürften die Flimmern, deren Bewegung nach oben zu gerichtet ist, dazu dienen, den Schleim bis an den Kehlkopf zu befördern, von wo er dann durch einen Hustenstoss ausgeworfen werden kann. Dann flimmern die Ventrikel des Gehirns und der Centralkanal des Rückenmarks, ferner das gefranzte Ende (Fimbrien) und der ganze Eileiter, der Uterus bis zur Mitte des Cervix. Bei den Amphibien flimmert ebenfalls der Gaumen, bei den Fischen ist die Flimmerbewegung äusserst selten. Bei den Wirbellosen: Insekten, Crustaceen u. A. spielt die Flimmerung eine sehr geringe Rolle, die Infusorien sind über und über mit Wimperzellen bedeckt. Eine grosse Anzahl mikroskopischer Thiere und Pflanzen bewegen sich im Wasser mit Hülfe der Flimmern, die hier auch „Geisseln" genannt werden, so der aus einer chlorophyllhaltigen Zelle bestehende und zwei Geisseln führende Protococcus, die ebenfalls einzellige, zahlreiche Geisseln tragende Schwärmspore, ferner die Mehrzahl der Infusorien (Paramaecium, Stentor) und die Vorticellen; bei diesen sitzt rund um die Mundöffnung ein Wimperkranz, der einen Strudel erzeugt, durch welchen Wasser und in ihm suspendirte feste Theilchen dem Thierchen zur Ernährung zugeführt werden. Auch die Bewegung der Samenfäden ist auf ihren nach Art einer Geissel wirkenden peitschenförmigen Schwanz zurückzuführen. Bei den Säugethieren überdauert die Flimmerbewegung den Tod des Individuums. Da ferner die abgekratzten Wimperzellen die Flimmerung zeigen, endlich auch nervenerregende wie lähmende Gifte (Opium, Strychnin, Curare) auf die Flimmerung ganz wirkungslos sind, ist diese Art der Bewegung vom Nervensystem sicher nicht abhängig. Alle Wimpern einer Zelle oder eines zusammengehörigen Zellencomplexes schlagen ausnahmslos nach derselben Richtung, daher auf solche Zellen aufgestreute feine Partikelchen z. B. Kohlenpulver mit vom blossen Auge erkennbarer Geschwindigkeit in der Richtung des Wimperschlags bewegt werden, wovon man sich an der Gaumenschleimhaut des Frosches überzeugen kann. Im Durchschnitt schlagen die Wimpern 3—5 Mal in der Secunde. Die Wärme beschleunigt die Wimperbewegung sehr beträchtlich; bei einer Temperatur unter 10° erlahmt sie und erlischt bei ca. 5° C. Alle die chemischen Agentien, welche die organische Substanz der Flimmerzellen verändern, heben die Flimmerbewegung auf, so die Säuren, die Laugen, Metallsalze, Alcohol, Aether etc. Ist die Bewegung der Flimmerzellen dem Erlöschen nahe, so gelingt es, wie Virchow gefunden, durch Benetzen mit einer $^1/_4$—$^1{}_2$proc. Kali- oder Natronlösung sie von neuem zu beleben. Diese Erfahrung erweckt die Vorstellung, dass die Flimmerzellen bei ihrer Thätigkeit, vielleicht in gleicher

Weise, wie wir dies später beim Muskel kennen lernen werden, eine Säure bilden, welche die Abnahme der Leistungsfähigkeit der Zellen bedingt. Nur sehr starke electrische Ströme wirken auf die Flimmerbewegung nachtheilig ein.

Viel näher der Muskelbewegung steht die Contractilität des Stieles der Vorticellen. Diese sind mittels eines Stieles meist auf den Blättern der sog. Wasserlinsen festgewurzelt. Unter dem Microscop sieht man diese Stiele sich spiralig zusammenziehen und dann allmälig sich wieder gradlinig ausdehnen. Nach Czermak soll man in der hyalinen Hülle des Stieles mehrere gelblich gefärbte und mit Abtheilungen, ähnlich den Querstreifen, versehene Fäden erkennen; die Spiralform des Stieles soll dadurch zu Stande kommen, dass diese Fäden sich innerhalb des durch die Hülle gebildeten Rohres zusammenziehen.

Die bisher betrachteten Bewegungsformen sind gewissermassen nur mikroskopische und zeigen dem entsprechend nur eine sehr geringe Kraft und Ausgiebigkeit. Anders ist dies bei der **Muskelbewegung**. Die Muskeln der höheren Thiere kommen im Wesentlichen in

Fig. 21.



Glatte Muskelfasern. A isolirte Muskelzellen. B Muskelbündel. C Querschnitt der Muskelzellen.

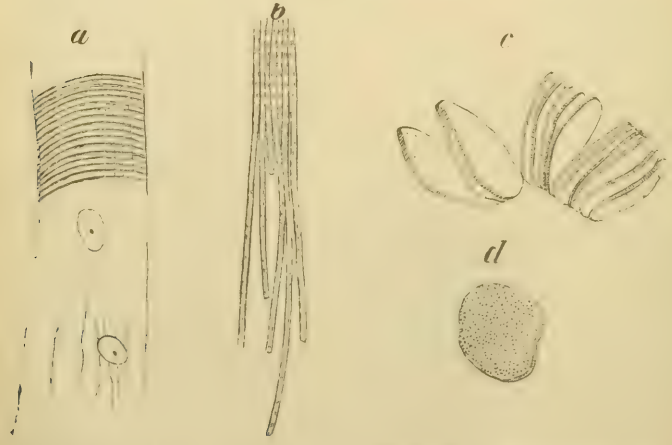
zwei Formen vor. als glatte und als quergestreifte Muskelfasern. Die ersteren auch contractile Faserzellen genannt, sind aus spindelförmigen platten Zellen zusammengesetzt (Fig. 21, A), welche

blass und fast farblos sind oder schwach in's Gelbliche schimmern. Der breiteste mittlere Theil der Spindelzelle, an der man eine Zellhülle nicht unterscheiden kann, zeigt einen länglichen stabförmigen Kern, die meist spitz ausgezogenen Enden der darüber und darunter liegenden Zellen greifen so innig in einander ein, dass in mikroskopischen Bildern (B) häufig nur die regelmässig angeordneten stabförmigen Kerne das Gewebe erkennen lassen. Meist bilden sie dünne platte Lagen, nur im Muskelmagen der Vögel und im Uterus, wo die Fasern auch gelbröthlich gefärbt sind, finden sie sich zu Lagen von einem erheblichen Dickendurchmesser entwickelt.

Die Muskelzellen bilden im ganzen Tractus intestinalis dessen muskulöse Wandungen, und zwar von der oberen Brustapertur der Speiseröhre an bis hinunter zum After, theils längs der Wandungen, theils ringförmig angeordnet, ausserdem sind sie stellenweise in der sog. Muscularis mucosae vorhanden, sie bedingen hier z. B. die Contractilität der Darmzotten (S. 185). Sie finden sich ferner in den Ausführungsgängen der Drüsen, so in einer continuirlichen Schicht im Ureter, ferner in der Gallenblase und den Gallenwegen, in der Haut (Mm. arrectores pili), an einigen Stellen der Haut zu völligen Muskelausbreitungen entwickelt, so in der Tunica dartos des Hodensacks und endlich in den Arterien und Venen von mittlerem und kleinem Durchmesser; hier besteht die mittlere Schicht bei den Arterien vorzugsweise aus ringförmigen, bei den Venen aus längsverlaufenden glatten Muskelfasern (S. 40).

Die quergestreiften Muskeln bilden im Thierkörper die Massen, welche man gemeinhin als „Fleisch" bezeichnet, also die ge-

Fig. 22.



Quergestreifte Muskelfaser. a frisch. b Primitivfibrillen. c Muskelscheiben von der Seite, d von der Fläche gesehen.

sammte Muskulatur des Skelets; sie sind diejenigen Organe, welche die einzelnen Theile des Skelets gegen einander bewegen und durch

welche der thierische Körper befähigt wird, Lasten der Schwere entgegen zu heben, d. h. Arbeit zu leisten. Ausserdem gehört zu ihnen die Muskulatur des Herzens und der Zunge. Schon makroskopisch erkennt man in ihnen Bündel, welche die ganze Länge des Muskels durchlaufen, um schliesslich in einem Sehnenbündel zu enden, mittels dessen sich der Muskel an den Knochen ansetzt. Bei Säugern und Vögeln erscheinen die Muskeln in der Regel tiefroth gefärbt, bei Amphibien weisslichgelb bis gelbröthlich, nur das Kaninchen hat blasse (weisse) und rothe Muskulatur. Jeder Muskel besteht aus einzelnen Fasern, von Schwann Primitivbündel genannt; an jedem Primitivbündel (Fig. 22, a) ist die Hülle oder das Sarcolemma und der Inhalt, die eigentlich contractile Substanz zu unterscheiden. Erstere stellt einen wasserhellen structurlosen membranösen Schlauch vor, welcher vermöge seiner Elasticität der Inhaltsmasse bei allen ihren Formveränderungen dicht anliegend bleibt. Der Inhalt zeigt in regelmässigen Abständen abwechselnd hellere und dunklere Streifen, senkrecht auf die Längsrichtung der Fasern; dieser Querstreifung verdanken die Muskeln ihren Namen (in Fig. 14, a ist die Querstreifung nur theilweise gezeichnet).

Gewisse Macerationsmethoden (30proc. Alcohol, 1proc. Lösung von doppeltchromsaurem Kali) machen die Primitivfaser der Länge nach in äusserst feine perlschnurartige Fäserchen, die sog. Fibrillen (b) zerfällbar. Bei Maceration von Muskelstückchen in sehr verdünnter Salzsäure (0,1proc. HCl) zerfällt die Muskelfaser, den Querstreifen entsprechend, in Querscheiben (c), Bowman's discs, welche von der Fläche gesehen eine starke Punktirung zeigen (d) d. h. abwechselnd aus dunkeln und hellen Theilchen bestehen. Somit können weder die Fibrillen präformirt sein, noch die Scheiben, vielmehr nur jene dunklen knopfartigen Segmente, welche der Länge nach durch ein Bindemittel zusammengehalten das Bild der perlschnurartigen Fibrille geben und der Quere nach verbunden den disc bilden. Diese letzten dunkel punktirten Elemente bezeichnet man nach Bowman als Fleischtheilchen, sarcous elements oder ihrer genauer erkannten Form entsprechend als „Muskelprismen". Durch die Untersuchung im polarisirten Licht hat Brücke gefunden, dass die von den Fleischprismen aufgebauten dunkleren Zonen das Licht doppelt brechen, anisotrop sind, die zwischen ihnen befindliche helle Lage des Längsbindemittels nur einfach brechend, isotrop ist. Da nun die frische Muskelfaser einen festweichen oder halbflüssigen Inhalt zeigt, ferner die Streifen selbst sowohl hinsichtlich ihrer Breite als ihrer Entfernung von einander bei demselben Muskel (Insectenmuskel) vielfache Verschiedenheiten zeigen, so hat Brücke die Hypothese aufgestellt, dass dem an und für sich homogenen flüssigen Muskelinhalt kleine Körperchen eingelagert sind, welche doppeltbrechend sind „Disdiaklasten". Da wo diese in dichter Anhäufung und in regelmässiger Anordnung sich finden, entsteht dadurch der Anblick, als wäre die ganze betreffende Zone doppeltbrechend, während die dazwischen gelegenen Stellen, gar keine oder nur wenige Disdiaklasten enthalten, einfach brechend bleiben.

Die genauere Untersuchung der isolirten Fibrillen mittels starker Systeme seitens Krause, Hensen und Engelmann hat zu der Anschauung geführt, dass jede Fibrille aus zahlreichen, säulenartig hinter einander gelagerten Elementen, den „Muskelkästchen" besteht. Ein jedes dieser prismatischen Kästchen hat

durch das sehnige Ende einen leichten Fühlhebel, dessen freier Arm auf eine berusste Platte den jeweiligen Stand des unteren Muskelendes, also auch die Länge des Muskels verzeichnet (Princip des Myographion, vergl. S. 37), so sieht man, dass durch ein angehängtes Gewicht der Muskel zunächst sofort um ein beträchtliches Stück gedehnt wird, dass aber auch noch nachher eine langsame und allmälige Nachdehnung statthat; und dass umgekehrt beim Entfernen des Gewichtes ausser der sofortigen Retraction noch eine nachträgliche zu constatiren ist. Hängt man dann an den Muskel steigende Gewichte, so wird bei Steigerung der Dehnung um je dasselbe Gewicht der Zuwachs der Dehnung immer kleiner, bis man dann schliesslich an eine Grenze kommt, über die hinaus eine weitere Dehnung nicht möglich ist. So findet man z. B.

bei Belastung mit	50,	100,	150,	200,	250,	300,	350,	400 Grm.
eine Dehnung von	3,2,	6,	8,	9,5,	10,	10,3,	10,4,	10,4 Mm.

Mit anderen Worten: Die elastischen Kräfte der Muskeln leisten den ersten Graden der Dehnung nur einen geringen Widerstand; dieser Widerstand wächst aber sehr beträchtlich und zusehends, je mehr sie weiter gedehnt werden sollen. Ist der Muskel längere Zeit durch ein Gewicht gedehnt worden, so kehrt er bei Entfernung des Gewichtes, auch wenn man die nachträgliche Verkürzung abwartet, nicht mehr zu seiner ursprünglichen Länge zurück, sondern bleibt um eine mehr oder weniger beträchtliche Länge dauernd gedehnt, eine Erscheinung, die man als „Ueberdehnung des Muskels“ bezeichnet.

Auf der Elasticität der Muskeln beruht eine auch practisch wichtige Erscheinung. Die Muskeln sind nicht in ihrer natürlichen Länge, sondern in einem etwas gedehnten Zustande am Skelet befestigt und üben daher gleich gedehnten und gespannten Saiten einen elastischen Zug aus, so dass sie wie diese in ihre natürliche Form zurückzukehren streben. Dass die Muskeln in dieser gespannten Lage verharren, hat darin seine Ursache, dass verschiedene Muskeln, welche die Glieder in entgegengesetzter Richtung zu bewegen streben („Antagonisten“), einander das Gleichgewicht halten. Wie nun aber ein ausgedehnter und gespannter Kautschukfaden auf seine natürliche Länge zurückschnellt, sobald man ihn von einem seiner Befestigungspunkte oder mitten durch trennt, ebenso ziehen sich auch die Skeletmuskeln zurück, wenn ihre Sehnen oder sie selbst durchschnitten oder von ihren Befestigungspunkten getrennt werden, wie man dies bei der Sehnendurchschneidung (Tenotomie) und beim Absetzen von Gliedern sieht. Vermöge der elastischen Zugkräfte der Muskeln werden die Gelenkenden mit einer gewissen Kraft gegeneinander gepresst, was offenbar zur Festigkeit der Gelenke beiträgt.

Reizarten. Alle diejenigen Einwirkungen, welche den ruhenden Muskel zur Zusammenziehung veranlassen, also ihn in den thätigen Zustand überführen, heissen Reize. So lange der Muskel noch

fähig ist, sich auf Reize zusammenzuziehen, nennen wir ihn erregbar. Unter den Reizen unterscheiden wir, ausser dem physiologischen Reiz, der im lebenden Körper dem Muskel durch den sog. Willen vom Hirn aus auf dem Wege der Nervenleitung zugeht, vier Arten: den mechanischen, den chemischen, den caustischen oder thermischen und den electrischen Reiz.

Jedes Kneipen, Stechen, Schneiden eines Muskels wirkt als mechanischer Reiz. Chemische Einwirkung auf die Muskeln zeigen die Säuren, die Metallsalze und das Glycerin im verdünnten Zustande, ebenso die Alkalien, ferner concentrirte Alkalisalze, die Galle und die gallensauren Salze. Thermischen Reiz geben sehr niedere und sehr hohe Temperaturen ab, nach Eckhard Temperaturen, die zwischen -4 und $+8^0$ und solche, die über 40^0 C. hinaus gelegen sind; ebenso wirkt Ansengen des Muskels reizend. Allein alle diese Reizarten verändern den Muskel sehr schnell derart, dass durch sie zugleich seine Erregbarkeit, seine Anspruchsfähigkeit auf Reize herabgesetzt wird und erlischt. Deshalb findet für das Studium des thätigen Muskels der electrische Reiz ganz besondere Anwendung, weil er die Erregbarkeit der Muskeln kaum herabsetzt und weil seine Intensität sich mit vollkommner Sicherheit abstufen lässt.

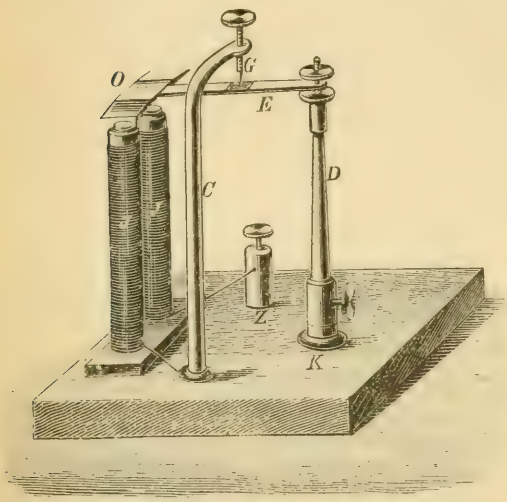
Lässt man durch einen Muskel (Gastrocnemius des Frosches) den Strom einer constanten Kette z. B. mehrerer Daniell'schen Elemente hindurchgehen, so sieht man nur im Momente des Kettenschlusses eine Verkürzung, Contraction auftreten, während der ganzen Dauer, wo der Strom durch den Muskel hindurch geht, bleibt er in Ruhe; öffnet man die Kette, so verkürzt sich der Muskel wieder. Eine solche plötzliche einmalige Verkürzung nennt man Zuckung. Der constante Strom vermag also nur beim Entstehen und beim Vergehen eine Zuckung des Muskels zu veranlassen. Daraus geht hervor, dass, um häufige Zuckungen hinter einander zu erhalten, der electrische Strom oftmals unterbrochen und wiederhergestellt werden muss. Folgen die einzelnen Reize und also auch die Zuckungen so schnell auf einander, dass der Muskel dazwischen nicht Zeit hat zu erschlaffen, so bleibt er dauernd zusammengezogen. Eine solche dauernde Zusammenziehung bezeichnet man, zum Unterschied von der einfachen Zuckung, als Tetanus. Zur Erzeugung von Tetanus reichen 16—18 Unterbrechungen des Stromes in der Secunde aus.

Um Tetanus zu erhalten, benutzt man vortheilhaft Inductionsströme, welche in rascher Aufeinanderfolge durch eine selbstthätige Unterbrechungsvorrichtung, wie den Wagner'schen Hammer (Fig. 23) hervorgerufen werden.

Der von Philipp Wagner erfundene magnetische Hammer (Fig. 23) öffnet und schliesst den electrischen Stromkreis selbstthätig in folgender Weise. In die Messingsäule D ist eine Metallfeder E eingeklemmt, deren Mitte ein Platinplättchen aufgelöthet ist. Gegen dieses Plättchen wird eine Messigschraube G angedrückt, die in der Messingsäule C angebracht ist. J ist ein kleiner mit einer Drahtspirale umwickelter Eisenkern, über dem die Eisenplatte O der Feder

E, der sog. Anker schwebt. Wird nun der positive Pol der Kette in die Klemme K, der negative Pol in die Klemme Z eingeschraubt, so geht der Strom von K durch D nach E und durch das Platinplättchen nach G über, weiter durch die Säule C, von da durch die Spirale J und weiter nach Z und zur Kette zurück. Sobald der Strom die Spirale J durchsetzt, werden die darin steckenden Eisenkerne magnetisch, ziehen den Anker O an, heben so die Berührung der Feder E mit Schraube G auf und unterbrechen damit den Strom. Sobald aber der Strom in der Spirale J unterbrochen ist, lässt der Magnetismus der Eisenkerne nach, somit schnellt der Anker O wieder zurück, dadurch berührt wieder die Feder E die Schraube G, der Strom ist wieder hergestellt, der Eisenkern wird wieder magnetisch, der Anker O abermals angezogen, dadurch von Neuem der Strom unterbrochen u. s. f. Durch Einstellen der Schraube G kann man den Abstand des Ankers O von den Polen des Electromagneten J und damit die Häufigkeit der Unterbrechungen beliebig variiren.

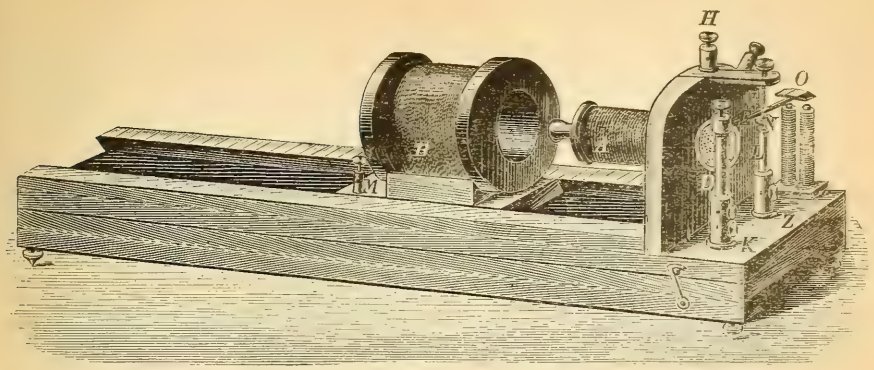
Fig. 23.



Wagner'scher Hammer.

Für die Erzielung von Tetanus erweist es sich zweckmässig die fast momentanen Inductionsströme durch den Muskel zu schicken, die durch eine Kette, in deren Kreis der Wagner'sche Hammer eingeschaltet ist, in einer benachbarten Kupferspirale erzeugt werden. Bekanntlich inducirt ein galvanischer Strom in einem benachbarten geschlossenen Leiter einen Strom von entgegengesetzter Richtung im Momente seines Entstehens, einen gleichgerichteten im Momente seines Aufhörens. Vortheilhaft wird sowohl die Drahtleitung des galvanischen wie des inducirten Stromes in Spiralform um Holzrollen geführt, weil dadurch die Wirkung der Induction verstärkt wird, insofern jede einzelne der Spiralwindungen inducirend auf jede andere wirkt. Man nennt dann die Rolle, zu welcher der galvanische Strom direct geführt ist, die „Hauptrolle oder primäre Rolle", die andere die „Inductions- oder secundäre Rolle". Um die Wirkung der inducirten Ströme zu erhöhen, werden dünne Eisenstäbchen in die Höhlung der primären Rolle hineingeschoben. Wird nun in den primären Kreis der Wagner'sche Hammer eingeschaltet und so der Hauptstrom genügend schnell unterbrochen, so folgen die Inductionsströme so schnell auf einander, dass sie, zum Muskel geschickt, denselben in Tetanus versetzen. Die Stärke der Inductionsströme kann man zwar durch Aenderung der Intensität des primären Stromes abstufen, viel einfacher

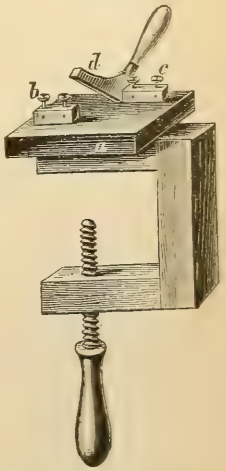
Fig. 24.



Schlittenmagnetelectromotor von du Bois-Reymond.

dadurch, dass man nach du Bois-Reymond's Vorgang die Entfernung beider Spiralen von einander verändert. Eine besonders zweckmässige und allgemein verbreitete Vorrichtung der Art ist du Bois-Reymond's Schlittenmagnetelectromotor (Schlitteninductorium) (Fig. 24). Die primäre Rolle A. die aus nicht sehr zahlreichen Windungen dicken Drahts besteht und deren Höhlung mit Eisendrähten erfüllt ist, ist an einem vertical stehenden Brett horizontal befestigt; die gleichfalls horizontale, secundäre Rolle B mit sehr zahlreichen Windungen isolirten dünnen Drahts hat eine so grosse Höhlung, dass sie bequem über die Rolle A geschoben werden kann. Sie ruht auf einem Brettchen (Schlitten) auf, das in einer Holzführung sich bequem vor- und zurückschieben lässt. Rechts von dem verticalen Brett ist ein Wagner'scher Hammer [1]) angebracht, die einzelnen Theile desselben sind genau so wie die entsprechenden der Fig. 23 bezeichnet (die Rolle A ist zwischen den Electromagneten J und das Säulchen Z der Fig. 23 eingeschaltet). Die Entfernung der secundären Rolle von der primären wird an einer längs des Schlittengeleises angebrachten Millimetertheilung abgelesen. Am stärksten ist die Wirkung der Inductionsströme, wenn die secundäre Rolle B über die primäre A geschoben ist, und nimmt mit dem Entfernen der Rollen von einander rasch ab. In der Regel können die Rollen bis auf $^1/_2$ Mtr. entfernt werden und, wenn der Schlitten auseinandergeklappt wird, sogar bis

Fig. 25.



du Bois-Reymond's Schlüssel.

[1]) Wird D mit H durch einen kurzen dicken Draht verbunden, so hat man mit Hilfe des Säulchens L und der Schraube N die v. Helmholtz'sche Einrichtung (D E N L stellt eine Nebenschliessung zu dem Stromkreis der primären Rolle vor).

auf 1 Mtr. Die Enden der secundären Rolle werden durch die Klemme M und M_1 (in der Fig. ist nur erstere sichtbar) zum Muskel geführt. Zum Oeffnen und Schliessen des Kreises der Inductionsströme dient zweckmässig du Bois-Reymond's Schlüssel (Fig. 25). Auf einer gut isolirten Hartkautschukplatte a sind zwei Messingklötzchen b und c befestigt, deren jedes zwei Klemmen enthält. An c ist der um eine horizontale Axe drehbare messingne Vorreiber d befestigt, welcher einen isolirenden Handgriff trägt. Wird d herabgedrückt, so steht d mit b, also b, d, c in leitender Verbindung. Ist je eine Klemme von b und c mit den Enden der secundären Rolle (Fig. 24, M), von der anderen Klemme von b und c je ein Draht zum Muskel geführt, so kann man durch Erheben von d die Inductionsströme in den Muskel einbrechen lassen; mit dem Momente, wo d wieder heruntergedrückt wird und b berührt, gehen die Ströme durch b, d, c nach der secundären Rolle zurück, ohne dass ein merklicher Stromzweig den Weg zu dem Muskel einschlägt, welcher einen im Verhältniss zu der metallischen Leitung ausserordentlichen Widerstand bietet. (Der Schlüssel ist auf einer, an den Tisch anzuschraubenden Holzzwinge befestigt.)

Wegen seiner längeren Dauer eignet sich der Tetanus zur Untersuchung vieler Fragen über die Muskelthätigkeit mehr als die so kurze Einzelzuckung. Die bahnbrechenden Untersuchungen von Ed. Weber (1846) haben die fruchtbare Methode des Tetanisirens zuerst in das Studium der Muskelphysiologie eingeführt.

Contrahirt sich der Muskel, so wird er, wie dies schon vom blossen Auge zu erkennen ist, kürzer und dicker. Tetanisirt man einen unter dem Mikroskop ausgespannten, platten und dünnen Muskel (den M. sartorius oder mylohyoideus vom Frosch), so sieht man, dass jede Primitivfaser kürzer und zugleich dicker wird; es rücken die Querstreifen dichter aneinander, sie werden zugleich breiter und weniger hoch, d. h. ihre Ausdehnung nimmt in der Länge der Primitivfaser ab, in der Breite der Faser zu, während sich zugleich der Abstand je zweier Querstreifen von einander sehr verringert; die Muskelfaser schnurrt gleichsam gradlinig zusammen. Hat die Reizung aufgehört, so nehmen die Fasern wieder ihre ursprüngliche Gestalt an.

Ist der Muskel nicht durch Gewichte gespannt, so sieht man beim Aufhören der Reizung die einzelnen Muskelfasern, anstatt sich gradlinig verlängern, infolge der Reibung auf dem Objectträger sich im Zickzack beugen. Mit diesem Zustand der Erschlaffung, welcher der Zusammenziehung nachfolgt, hatten Prévost und Dumas die bei der einfachen Zuckung auftretenden Erscheinungen verwechselt.

Die genauere mikroskopische Untersuchung des Contractionsvorganges mittels starker Systeme lässt folgende Veränderung in den Muskelkästchen (S. 301) erkennen. Sowohl die isotrope als die anisotrope Substanz ist in jedem Stadium der Verkürzung als alternirende Lage zu erkennen; beide verharren auf ihrem Platz im Muskelfach unverrückt, nur die Höhe der beiden Schichten nimmt ab und zwar die der peripher gelegenen isotropen Substanz sehr viel stärker als die der centralen anisotropen. Letztere nimmt also auf Kosten ersterer an Volumen zu, ein Vorgang, der nur so gedeutet werden kann, dass bei der Contraction Flüssigkeit aus der isotropen in die anisotrope Substanz übertritt, oder mit anderen Worten: die einfachbrechende Lage jedes Muskelkästchens schrumpft, die in der Mitte gelegene doppeltbrechende quillt.

Verändert der Muskel bei der Zusammenziehung sein Volumen? Da der Muskel zu $^3/_4$ aus Wasser, einer fast incompressiblen Flüssigkeit besteht, ist er schon a priori als praktisch incompressibel anzusehen. Nach P. Erman, Weber u. A. beträgt die Verdichtung des Muskels, die Verminderung seines Volumens bei der Contraction noch nicht $^1/_{1000}$.

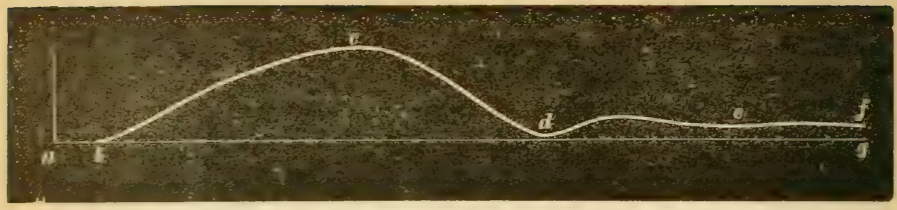
Man bringt Muskeln in ein luftdicht abgeschlossenes Kästchen, das mit einer die Muskelerregbarkeit bewahrenden Flüssigkeit z. B. Blutserum oder Milch gefüllt und in dessen Deckel eine Steigröhre eingefügt ist. Tetanisirt man mittels der das Kästchen durchsetzenden Drähte die Muskeln, so erfolgt ein geringfügiges Sinken des Flüssigkeitsniveaus im Steigrohr.

Was die Grösse der Muskelverkürzung anlangt, so hat Weber nachgewiesen, dass ein Muskel mit regelmässiger Längsfaserung, so der M. hyoglossus des Frosches sich günstigsten Falls d. i. bei grösster Stärke des Reizes und geringer Belastung um volle $^5/_6$ seiner natürlichen Länge zusammenziehen kann; bei Muskeln ohne Auswahl beträgt die grösste Verkürzung etwa $^3/_4$ ihrer natürlichen Länge. Es liegt auf der Hand, dass die im gedehnten Zustande an den Skeletknochen befestigten Körpermuskeln nicht die Verkürzungsgrösse erreichen können, wie die für die Untersuchung benutzten, vom Skelet abgelösten Muskeln; jene werden sich daher besten Falls höchstens um etwa die Hälfte ihrer Länge verkürzen können.

Die Dehnbarkeit des thätigen Muskels ist grösser, als die des ruhenden Muskels. Bei gleichem dehnenden Gewichte wird der verkürzte Muskel absolut mehr verlängert als der ruhende, und dies ist um so auffallender, als man gerade erwarten sollte, dass der thätige Muskel, weil er kürzer und dicker geworden, nunmehr nach dem allgemeinen Elasticitätsgesetz (S. 303) weniger gedehnt werden würde, als der unthätige und daher längere Muskel. Es geht daraus hervor, dass bei der Zusammenziehung der Muskel seine Elasticität ändert und zwar derart, dass der Elasticitätscoëfficient des verkürzten Muskels erheblich grösser ist als der des ruhenden Muskels. Auch nimmt die Dehnbarkeit mit der Grösse der Zusammenziehung dauernd zu und ist auf der Höhe der Verkürzung am grössten, folglich nimmt vom Beginn der Verkürzung bis zum Verkürzungsmaximum die Elasticität des Muskels stetig ab, eine der merkwürdigsten und für das Verständniss der Arbeitsleistung der Muskeln höchst wichtige Thatsache.

Zeitlicher Ablauf der Muskelzuckung. Die Einzelzuckung geht so schnell vor sich, dass man durch die einfache Betrachtung des Muskels nicht im Stande ist zu erkennen, ob die Verkürzung unmittelbar im Momente der Reizung beginnt, ob sie sofort ihr Maximum erreicht und ebenso schnell wieder nachlässt, oder ob der Vorgang der Verkürzung in anderer Weise abläuft. v. Helmholtz hat durch eine höchst ingeniöse Methode den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung festgestellt. Er liess den, einen Hebel mit Schreibvorrichtung tragenden Muskel selbst seine Zuckung auf eine vor ihm schnell und mit gleichmässiger Geschwindigkeit vorbeigeführte Cylinderfläche,

Fig. 26.



Zuckungscurve des Muskels.

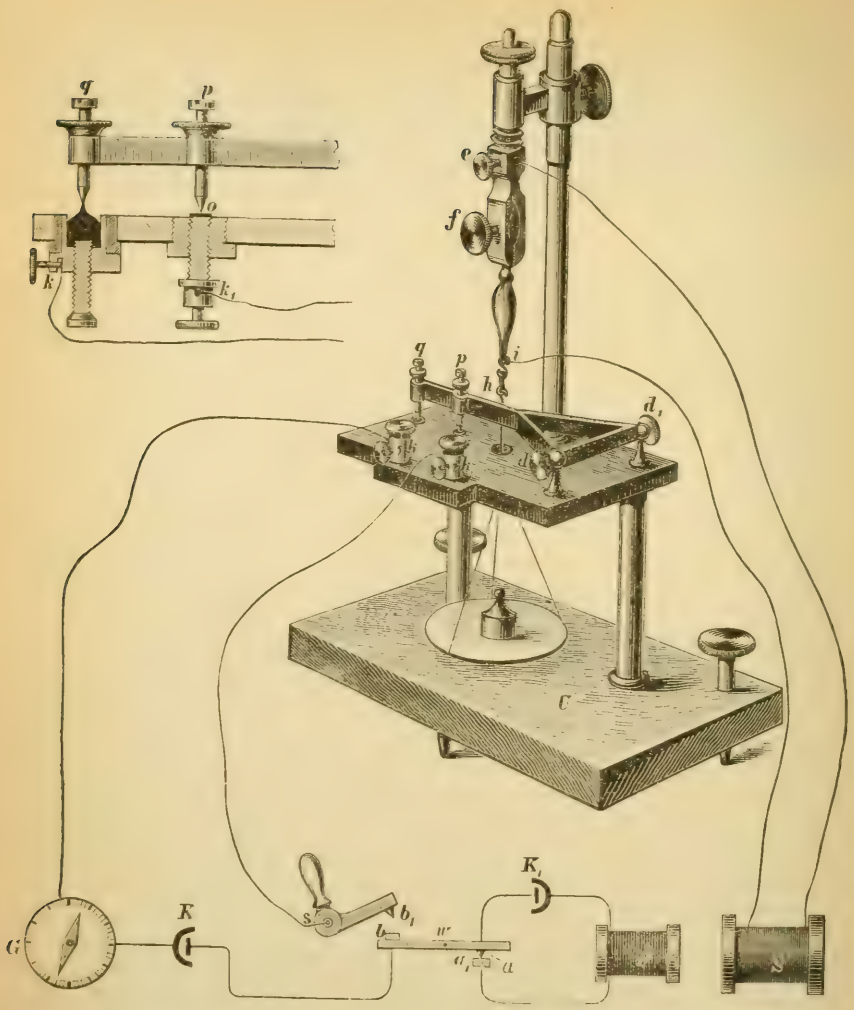
etwa wie die Trommel des Kymographion (S. 56, Fig. 10, b) aufschreiben; solche Apparate heissen „Myographien“. Durch eine sinnreiche Vorrichtung war gleichzeitig erreicht, dass der Moment der Reizung ebenfalls genau verzeichnet wurde. Rotirt der Cylinder vor dem ruhenden Muskel vorbei, so wird eine Horizontale verzeichnet; wird nun der Muskel gereizt, sodass er sich verkürzt, so schreibt er auf der Cylinderfläche eine gekrümmte Linie, die sog. Zuckungscurve (Fig. 26. Copie nach v. Helmholtz), welche den Ablauf der Contraction genau wiedergibt. Man ersieht aus dieser Curve, dass die Verkürzung nicht im Momente der Einwirkung des Reizes, bei a beginnt, vielmehr eine gewisse Zeit vergeht, die gemessen wird durch die Strecke a b, welcher jeder Punkt der Cylinderoberfläche zwischen dem Momente der Reizung, der in a verzeichnet ist, und dem Beginne b der Verkürzung zurückgelegt hat. Da nun die Umdrehungsgeschwindigkeit des Cylinders bekannt ist und ebenso der Umfang der Cylinderfläche, so lässt sich daraus einfach die Zeit berechnen, innerhalb deren die Strecke a b zurückgelegt wird, und diese ergiebt die Zeit, welche zwischen dem Momente der Reizung und dem Beginne der Verkürzung verflossen ist. Diese Zeit heisst das Stadium der latenten Reizung, sie beträgt etwa $^{1}/_{100}$ Secunde. Erst nach dieser Zeit führt die durch die Reizung bewirkte Veränderung im Muskel zu einer Verkürzung, entwickelt der Muskel seine verkürzende Kraft, seine Energie. Die Contraction erlangt nach etwa $^{6}/_{100}$—$^{8}/_{100}$ Secunde ihren Höhepunkt, entsprechend dem Gipfel c der Curve und lässt dann etwas schneller, als sie angestiegen, wieder nach (c d verläuft steiler als b c), dann folgen elastische Schwingungen (d e, e f) u. s. f., welche durch die Dehnung des Muskels infolge des ihn herabziehenden Gewichtes bedingt werden. Die ganze Dauer der Zuckung vom Beginne der Verkürzung des Muskels bis zur Wiederausdehnung auf seine natürliche Länge beträgt $^{1}/_{10}$—$^{1}/_{6}$ Secunde. Aus der Form der Curve geht weiter hervor, dass die verkürzende Kraft, die Energie des Muskels erst ganz allmälig das Uebergewicht erlangt über die dehnende oder verlängernde Kraft des angehängten Gewichtes und letztere dann allmälig jene überwindet. Man bezeichnet das Stück b c der Curve als das Stadium der steigenden Energie, das Stück von c bis (fast) zum Nullpunkt d herab, der Zeit der wiedererfolgten Ausdehnung als das Stadium der sinkenden Energie.

Je stärker die Reizung desto stärker d. h. höher ist auch die Zuckung, doch geht dies nur bis zu einer gewissen Grenze, die leicht zu erreichen ist, dem Zuckungsmaximum. Bei schwachen Reizen ist das Stadium der latenten Reizung grösser, die Zuckungshöhe kleiner und die ganze Zuckungscurve kürzer.

Aeusserst sinnreich und noch schärfer als auf dem graphischen Wege hat v. Helmholtz das Stadium der latenten Reizung und die zeitlichen Verhältnisse der Kraftentwicklung im Muskel mit Hilfe der electrischen Zeitmessung ausgeführt.

Die electrische Zeitmessung nach Pouillet beruht im Princip darauf, aus der Ablenkung, welche die Magnetnadel eines Galvanometers durch einen hindurchgeleiteten Strom erfährt, die Dauer dieses Stromes zu berechnen. Die Grösse der Ablenkung der Magnetnadel ist nämlich direct proportional der Stromesintensität und der Stromesdauer, also bei gleicher Stromesintensität allein abhängig von der Stromesdauer. Man nennt einen solchen das Galvanometer durchlaufenden Strom den „zeitmessenden Strom". Um die electrische Zeitmessung für die Untersuchung der Dauer der Muskelzuckung zu verwenden, ist es erforderlich, den zeitmessenden Strom genau in dem Momente, wo der Muskel gereizt wird, zu schliessen und ihn genau dann zu öffnen, wenn der Muskel sich zu verkürzen beginnt. v. Helmholtz hat dazu eine höchst sinnreiche Vorrichtung ersonnen, deren von du Bois-Reymond angegebene Modification, der „Froschunterbrecher" (Fig. 27, U), das Princip versinnlicht. Der durch eine Messingzwinge f fixirte Muskel (Gastrocnemius des Frosches mit dem unteren Femurende) arbeitet mittels der Haken i und h an einem, auf einer isolirten Tischplatte von Hartkautschuk um d d_1 als Axe drehbaren Hebel; von letzteren gehen durch ein Loch der Platte Fäden ab, welche eine Wagschale tragen. Der Hebel trägt an seinem beweglichen Ende zwei Metallschrauben p und q. Die Spitze von p ruht auf einem in die Tischplatte eingelassenen Platinplättchen o (s. den links vom Apparat abgebildeten senkrechten Durchschnitt), während das untere Ende von q mit einer amalgamirten Metallspitze in ein (höher und tiefer) verstellbares Quecksilbernäpfchen taucht oder richtiger (wie aus dem senkrechten Durchschnitt ersichtlich) durch einen, vermöge der Adhäsion an der Metallspitze hängenden Quecksilberfaden in leitender Verbindung steht. Das Näpfchen ist mit k, das Plättchen mit k_1 leitend verbunden. Wird nun zwischen k und k_1 der durch das Galvanometer G gehende zeitmessende Strom der Kette K eingeschaltet, so ist derselbe so lange geschlossen, als p auf o aufruht. Sobald nur der Muskel sich um die kleinste Grösse verkürzt, wird p von o abgehoben und damit der zeitmessende Strom unterbrochen. Durch das Erheben der Spitze q wird aber zugleich der Quecksilberfaden zerrissen, sodass, wenn nach Wiederverlängerung des Muskels p auf o wiederaufruht, q nicht die Quecksilberoberfläche berührt, vielmehr der zeitmessende Strom dauernd unterbrochen ist. Aus Fig. 27 ersieht man, wie die Schliessung des zeitmessenden Stromes in dem Momente, wo der Muskel gereizt wird, zu Stande kommt. Wird nämlich der Schlüssel s (analog dem Vorreiber d der Fig. 25) heruntergedrückt, so ist durch Berührung der Platinspitze b_1 mit der Platinplatte b der zeitmessende Strom der Kette K geschlossen. Durch das Herunterdrücken von b geht der andere Arm des um seinen Mittelpunkt drehbaren Holzhebels w in die Höhe, die Platinspitze a entfernt sich von der Platinplatte a_1, dadurch wird der durch die primäre

Fig. 27.



Zeitmessung der Muskelzuckung nach v. Helmholtz. (U der Froschunterbrecher von du Bois-Reymond.)

Rolle P gehende Strom der Kette K_1 geöffnet und so in der secundären Rolle S ein Oeffnungsinductionsschlag erzeugt, welcher zum Muskel geht, sodass mit dem Momente der Schliessung des zeitmessenden Stromes der Reiz den Muskel trifft. Genau mit dem Beginne der Zuckung wird p von o abgehoben und dadurch der zeitmessende Strom unterbrochen. Es wird also für den Fall, dass der Muskel unbelastet ist, die so gefundene Zeit dem Stadium der latenten Reizung entsprechen. Auf die Wagschale gelegte Gewichte können, da der Hebel bei p unter-

stützt ist, den Muskel nicht dehnen, sie steigern nur den Druck, mit dem die Platinspitze von p gegen die darunter befindliche Platinplatte o angedrückt wird, und diesen von unten gegen den Hebel wirkenden Zug muss der Muskel überwinden, sobald er sich contrahirt. Man bezeichnet diese Art der Beschwerung, die den ruhenden Muskel nicht zu dehnen vermag, als „Ueberlastung". Ueberlastet man nun den Muskel mit steigenden Gewichten, so zeigt sich, dass die Zeit, welche zwischen Reizung und Beginn der Verkürzung verfliesst oder richtiger bis zur Erreichung desjenigen Energiegrades, der zur Ueberwindung der Schwerkraft der angehängten Gewichte erforderlich ist, um so grösser ist, je grösser die Ueberlastung, oder mit anderen Worten: Zur Entwicklung höherer Energiegrade braucht der Muskel längere Zeit, als wenn er unbelastet ist.

Auch die electrische Zeitmessung ergibt das Stadium der latenten Reizung (für den unbelasteten Muskel) zu $^1/_{100}$ Sec. So lange der Muskel sich gar nicht zusammenzieht, also während des ganzen Stadiums der latenten Reizung ist sein Verkürzungsbestreben, seine Energie gleich Null. Aus den Ueberlastungsversuchen mit steigenden Gewichten geht hervor, dass die Energie zuerst schnell, dann langsamer ansteigt, sodass sie etwa nach $^1/_{20}$ Sec. ihr Maximum erreicht hat. Dann nimmt die Energie allmälig ab und zwar anfangs schneller und wird schliesslich wieder gleich Null; nunmehr ist der Muskel zu seiner natürlichen Länge zurückgekehrt.

Leistungen des thätigen Muskels. Hier kommt der Hub und die Kraft zur Geltung. Unter Hub versteht man die Höhe, bis zu welcher der Muskel ein gegebenes Gewicht erheben kann, unter Kraft den äussersten Energiegrad des Muskels, bestimmt durch das maximale Gewicht, das der Muskel bei stärkster Reizung eben noch um die kleinste Grösse zu heben vermag. Der Hub ist nur abhängig von der Länge der Muskelfasern, die Kraft hinwiederum nur von dem Querschnitt des Muskels und zwar den Querschnitt senkrecht auf die Muskelfasern genommen, also von der Zahl der neben einander gelegenen Primitivfasern. Daher entwickelt der dünne, aber lange und parallelfaserige Sartorius einen grossen Hub, aber nur eine geringe Kraft, umgekehrt der etwa eben so lange, aber aus Querbündeln von kurzen Muskelfasern bestehende Peroneus longus nur einen kleinen Hub, aber wegen seines viel grösseren Querschnittes eine vielfach grössere Kraft. Die Kraft des Muskels wächst im graden Verhältniss mit dessen Querschnitt, sodass ein Muskel von doppelter Dicke auch die doppelte Kraft hat. Wie schon Schwann gezeigt, übt der Muskel, während er sich verkürzt, eine Kraft aus, welche am grössten ist im Beginne der Verkürzung, mit der Zunahme der Verkürzung abnimmt und endlich im Maximum der Verkürzung gleich Null wird, indem sich nun die verkürzende Kraft des Muskels und die dehnende Kraft des Gewichtes, die mit dem Grade der Verkürzung zunimmt (S. 309), das Gleichgewicht halten. Ferner ergibt sich aus der vom Muskel am Myographion aufgezeichneten Zuckungshöhe, dass der Hub mit dem Grade der Belastung abnimmt und bei einer bestimmten Belastung gleich Null wird. Bei einer bestimmten Belastung nimmt der thätige

Muskel genau die Länge an, welche der ruhende Muskel bei gar keiner Belastung hat, oder mit anderen Worten: Dasjenige Gewicht, welches der thätige Muskel nicht mehr von der Unterlage abzuheben vermag, durch das er aber auch nicht über seine natürliche Länge gedehnt wird, gibt das Maass für die relative Kraft des Muskels. Um die Kraft von Muskeln von verschiedenem Querschnitt mit einander vergleichen zu können, reducirt man durch Division des Querschnittes in die Kraft letztere auf die Einheit des Querschnittes (1 □Ctm.) und bezeichnet diese Krafteinheit als absolute Muskelkraft. Für Froschmuskeln hat Rosenthal die absolute Kraft zu ca. 3 Kgrm., für die Muskeln des Menschen sie Henke zu 6—8 Kgrm. berechnet.

Die umständliche Bestimmung des Querschnittes kann man nach Ed. Weber sehr einfach umgehen. Bekanntlich ist das Gewicht eines Körpers (P) gleich dem Product aus seinem Volumen (V) in sein spec. Gewicht (s). Das Volumen ist aber gleich Länge (L) mal Querschnitt (Q), also $P = V.s$, $V = L.Q$, folglich $Q = \frac{P}{L.s}$ d. h. man dividirt das Product aus Länge und spec. Gewicht des Muskels in sein durch Wägung bestimmtes absolutes Gewicht. Das spec. Gewicht des Muskels ist = 1,058 (das des Pferdemuskels nach Hofmeister = 1,064).

Die relative Kraft eines Muskels bestimmt man mittels der Methode der Ueberlastung an dem Froschunterbrecher (S. 311).

Die Erhebung einer Last auf eine bestimmte Höhe stellt den mechanischen Nutzeffect oder die Arbeitsleistung des thätigen Muskels vor. Die geleistete Arbeit A ist gleich dem Product aus dem gehobenen Gewicht P in die Hubhöhe h, also $A = P.h$. Seine Hubhöhe kann man den Muskel am Myographion verzeichen lassen. Es zeigt sich dabei, dass der unbelastete Muskel die grösste Hubhöhe hat, dass mit steigender Belastung die Hubhöhe abnimmt und schliesslich gleich Null wird. Ist $P = 0$, wie im Fall des unbelasteten Muskels, so ist bei der grössten Hubhöhe $A = 0$, ebenso ist $A = 0$, wenn $h = 0$ ist d. h. bei dem maximalen Gewicht, das der Muskel nicht mehr zu erheben vermag. Daraus folgt, dass mit steigender Belastung die Arbeitsleistung bis zu einem gewissen Maximum zunimmt, um bei noch weiterer Steigerung der Belastung wieder abzunehmen, oder ganz allgemein ausgedrückt: Für jeden Muskel gibt es eine bestimmte Belastung, für welche seine Arbeitsleistung am grössten ist. Ein Beispiel mag dies erläutern:

Belastung:	0	50	100	200	500 Grm.
Hubhöhe:	14	9	7	2	0 Mm.
Nutzeffect:	0	450	700	400	0 Grm. Mm.

Soll die durch die Einzelzuckung geleistete Arbeit bei der nachfolgenden Ausdehnung nicht verloren gehen, so bedarf es einer Vorrichtung ähnlich derjenigen, welche in der Mechanik durch den Sperrhaken vorgestellt wird. Wie bei einer Winde der an der Welle angebrachte Sperrhaken nur die Bewegung in einer Richtung gestattet, die Bewegung in entgegengesetzter Richtung, also das Zurücksinken der aufgewundenen Last verhindert, so kann, wie A. Fick es an seiner

„Arbeitssammler" genannten Vorrichtung erreicht hat, das Gewicht auf der Höhe, auf welche es durch die Einzelzuckung gehoben ist, festgehalten und so die Leistung jeder einzelnen Zuckung für eine Summe von Arbeitsleistungen nutzbar gemacht werden. An diesem Apparat ist der Muskel mit einem leichten Hebel verbunden, der bei jeder Muskelcontraction ein Rad, um dessen Axe ein durch ein Gewicht gespannter Faden geschlungen ist, immer um ein Stück in der einen Richtung dreht, während er bei der Wiederausdehnung des Muskels heruntersinkt, dabei aber das Rad unbewegt lässt.

Arbeitsleistung im Tetanus. Hier leistet der Muskel zunächst Arbeit, indem er das Gewicht hebt, aber während der Dauer der Verkürzung im Tetanus trägt er nur das einmal gehobene Gewicht, leistet also im Sinn der Mechanik keine Arbeit. Und doch lehrt die alltägliche Erfahrung, dass wir mit erhobenem Arm ein Gewicht nicht lange tragen können; der Arm „ermüdet" schnell, wie wir sagen, und dies spricht dafür, dass, wenn auch keine äusserlich wahrnehmbare Arbeit geleistet wird, doch schon durch die dauernde Verkürzung ein Vorgang, ähnlich der Arbeitsleistung, gesetzt wird, nur dass diese Arbeit im Gegensatz zu jener, wo ein Gewicht gehoben wird, eine gewissermassen innere ist (Rosenthal), indem dabei, wie wir sehen werden, die mechanische Arbeit, die Massenbewegung in eine Molecularbewegung, in Wärme übergeht. Dass im tetanisch zusammengezogenen Muskel, ungeachtet der scheinbaren äusseren Ruhe, im Innern Bewegungen stattfinden, dafür spricht auch die Erscheinung des Muskelgeräusches. Wollaston und P. Erman haben die zuerst von Grimaldi gemachte Erfahrung, dass man, wenn man eine Hand an das Ohr legt und die Armmuskeln tetanisch zusammenzieht, ein tiefes summendes Geräusch vernimmt, auf einen dem Tetanus angehörenden discontinuirlichen Vorgang zurückgeführt, derart, dass der Tetanus sich aus einer Anzahl von Stössen zusammensetze, zwischen denen der Muskel keine Zeit zum Erschlaffen hat, und dass diesen Stössen entsprechend der Muskel in, für das Auge allerdings nicht sichtbare Schwingungen gerathe, die eben die Ursache des Muskelgeräusches sind. Dieses tiefe Muskelgeräusch kann man sehr laut wahrnehmen, wenn man auf den Arm ein Hörrohr setzt und nun die Armmuskeln sich contrahiren lässt. In Uebereinstimmung damit steht es, dass 16—18 Einzelreize in der Secunde genügen, um den Muskel in Tetanus zu versetzen (S. 305). v. Helmholtz hat nun weiter gezeigt, dass die Höhe des Muskelgeräusches sich beliebig variiren lässt, je nach der Anzahl Stösse, welche man durch den Muskel hindurchschickt, und dass der Muskelton genau dem Ton der Unterbrechungsfeder der primären Spirale des Inductoriums entspricht. Bei willkürlicher Contraction der Muskeln hört man einen tiefen Ton von 32—36 Schwingungen (also c_1 oder d_1). v. Helmholtz hat es indess wahrscheinlich gemacht, dass dieses nicht die wahre Schwingungszahl des Muskelgeräusches ist, sondern dass letzteres nur halb so viel Schwingungen (16—18 in der Secunde) macht; anstatt des für unser Ohr nicht wahrnehmbaren Tones von 16—18 Schwingungen hören

wir den nächsten Oberton d. h. einen Ton von doppelt so viel Schwingungen (32—36 in der Secunde).

Chemische Vorgänge bei der Muskelthätigkeit. Der Muskel ist zu recht beträchtlicher Arbeitsleistung befähigt. Nun besagt aber das Gesetz von der Erhaltung der Kraft (S. 282), dass keine Arbeitsleistung von selbst entsteht, dass jede lebendige Kraft nur die Umsetzung von Kräften vorstellt, die zuvor in anderer Form vorhanden gewesen sind. Am häufigsten geht lebendige Kraft aus der Umsetzung derjenigen Spannkräfte hervor, welche bei der Zersetzung chemischer Verbindungen frei werden. In der That lässt sich nachweisen, dass bei der Muskelthätigkeit chemische Vorgänge und zwar Oxydationen und Spaltungen im Muskel stattfinden. Greifen auch wahrscheinlich ähnliche Processe schon im ruhenden Muskel Platz, so sind sie doch ihrer Intensität nach ausserordentlich gering gegenüber denen, welche im thätigen Muskel ablaufen. Auf Kosten dieser chemischen Processe wird mechanische Arbeit geleistet. Es führt uns dies zugleich zu einer eingehenderen Betrachtung der chemischen Zusammensetzung des Muskels in der Ruhe und deren Aenderungen bei der Thätigkeit.

Schon vor 40 Jahren hat v. Helmholtz nachgewiesen, dass beim Tetanus die Menge der in Wasser löslichen Bestandtheile des Muskels abnimmt, die Menge der in Alcohol löslichen dagegen zunimmt. Sodann hat du Bois-Reymond gezeigt, dass, während der ruhende Muskel neutral oder schwach alkalisch reagirt, der tetanische eine deutlich saure Reaction darbietet, welche auf gebildete Milchsäure und zwar sog. Fleischmilchsäure (Aethylenmilchsäure) zurückzuführen ist. Die Bildung von Milchsäure wies auf die Gegenwart von Kohlehydraten im Muskel hin, bei deren fermentativer Spaltung Milchsäure entsteht (S. 135). In der That haben denn auch O. Nasse und Weiss im ruhenden Muskel Glycogen (S. 197) zu 0,6—1 pCt. (noch reichlicher bei Embryonen und jungen Thieren) gefunden und gezeigt, dass bei der Muskelthätigkeit das Glycogen verbraucht und wahrscheinlich erst in Zucker und dann Milchsäure übergeführt wird. Die Säurebildung ist nach Heidenhain am grössten, wenn man den Muskel so stark belastet, dass er sich nicht verkürzen kann. Der Muskelzucker, der Inosit soll bei der Muskelthätigkeit unangegriffen bleiben. Auch wurde man darauf aufmerksam, dass das aus thätigen Muskeln ausfliessende Blut das schwärzeste ist, welches im Körper vorkommt, woraus erhellt, dass in den Muskeln der Blutsauerstoff zum grössten Theil verbraucht wird. Dem entspricht es auch, dass die Sauerstoffaufnahme aus dem Blut im thätigen Muskel gegenüber dem ruhenden bis auf das Doppelte ansteigen kann. Endlich hat sich gezeigt, dass Muskeln bei der Zusammenziehung reichlich Kohlensäure bilden. Bringt man ausgeschnittene Muskeln in Sauerstoff oder in atmosphärische Luft, so fahren sie fort mit der sie umgebenden Atmosphäre in Diffusionsverkehr zu treten, sie nehmen Sauerstoff auf, sie „athmen“ noch, wie man sagt. Versetzt man sie nun in Contraction oder in Tetanus, so athmen sie stärker, sie nehmen mehr Sauerstoff

auf und geben reichlicher Kohlensäure aus. Im Einklang mit dem grösseren O-Verbrauch steht auch die Erfahrung, dass der thätige Muskel reducirende Wirkungen ausübt z. B. Nitrate in Nitrite verwandelt.

Die bei starker Muskelthätigkeit gebildete und in's Blut übertretende Milchsäure wird nach Marcuse in der Leber zerstört (S. 200), daher keine Milchsäure bei Säugern durch den Harn austritt. Nach Astaschewsky nimmt auch die Menge des sauren Kaliumphosphats bei der Muskelarbeit zu, höchst wahrscheinlich nach Weyl dadurch, dass eine organische phosphorhaltige Verbindung, das Lecithin (S. 277) bei der Thätigkeit gespalten wird und Phosphorsäure frei werden lässt.

Inosit $C_6H_{12}O_6$, von Scherer im Herzmuskel entdeckt, krystallisirbar, von süsslichem Geschmack, in Wasser löslich; weder reducirt er Kupferoxyd noch ist er optisch activ noch geht er alkoholische, leicht aber Milchsäuregährung ein. Er färbt sich, mit Salpetersäure fast bis zur Trockne abgedampft, beim Zusatz von etwas Ammoniak lebhaft rosenroth.

Unter den Eiweissstoffen des Muskels, die zu etwa 20 pCt. darin enthalten sind, findet sich in dem Wasserextract neben dem bei 75° C. gerinnenden Serumalbumin (2 pCt.) noch ein bei ca. 45° coagulirender in geringer Menge; ausserdem sehr reichlich, zu 15 bis 18 pCt., eine dem Muskel eigenthümliche, mit 10 proc. NaCl-Lösung extrahirbare Globulinsubstanz, Kühne's Myosin, auf die wir noch zurückzukommen haben. Bei der Thätigkeit scheinen sie keine quantitative Veränderung zu erfahren. Ausserdem enthält der Muskel, auch der entblutete, ein mit dem Blutfarbstoff, dem Haemoglobin identisches Pigment, ferner Bindegewebe, welches sich beim Kochen in Glutin, Leim verwandelt, am reichlichsten wohl die Muskeln der Kälber, weiter eine Reihe von N-haltigen Körpern der regressiven Metamorphose: Kreatin, Xanthin und Hypoxanthin (S. 206), insgesammt nur zu ca. $^1/_4$ pCt., endlich geringe Mengen von Fett, reichlicher nur bei gemästeten Thieren; alle diese Stoffe scheinen bei der Muskelthätigkeit weder merklich zu- noch abzunehmen.

Kreatin $C_4H_9N_3O_2 + H_2O$, krystallisirt in rhombischen Prismen, löst sich in kaltem, leichter in heissem Wasser, wenig in Alcohol. Mit Säure erhitzt oder nur längere Zeit mit Wasser gekocht, verliert es Wasser und geht in Kreatinin $C_4H_7N_3O$ (S. 206) über. Im Muskel ist es zu etwa 0,2 pCt. enthalten.

Es finden also bei der Muskelthätigkeit fermentative Spaltungen (Bildung von Zucker und Milchsäure) und Oxydationen (vermehrte CO_2-Bildung unter reichlichem O-Verbrauch) statt. Und bei beiden Vorgängen, insbesondere bei den Oxydationen werden chemische Spannkräfte in lebendige Kräfte umgesetzt, die entweder als Massenbewegung, hier die Muskelzusammenziehung oder als Molecularbewegung d. i. Wärme auftreten können (S. 281). In der That wird bei der Muskelcontraction Wärme gebildet. Löthet man zwei ungleiche Metalle, Kupfer und Eisen, an einander, z. B. je einen Kupferdraht an die Enden eines Eisenstabes, bringt beide Drähte zur

Berührung und erwärmt nun die eine Löthstelle, so entsteht in dem so geschlossenen Kreis ein Strom, dessen Stärke proportional der Erwärmung oder besser der Temperaturdifferenz zwischen der erwärmten und der anderen Löthstelle ist. Hierauf gründet sich die thermoelectrische Messung. Werden Stäbe oder Streifen von solch zwei Metallen, am besten von Wismuth und Antimon im Zickzack abwechselnd an einander gelöthet, sodass die Löthstellen an beiden Seiten gelegen sind, und die beiden äussersten freien Enden durch einen Kupferdraht verbunden, so erhält man eine Thermosäule. Auf thermoelectrischem Wege haben Becquerel und Breschet zuerst am lebenden Menschen die Temperaturerhöhung bei der Muskelcontraction nachgewiesen. Da hierbei zweifelhaft blieb, ob die Temperaturerhöhung nicht vom verstärkten Blutzufluss herrührte, so durchstach v. Helmholtz die Muskeln des einen Schenkels der mit dem Becken verbundenen Hinterextremitäten des Frosches mit der einen, die des anderen Schenkels mit der anderen Löthstelle einer Thermosäule und tetanisirte nur den einen Schenkel 2—3 Min. lang. Der tetanisirte ergab eine Temperaturerhöhung von 0,14 bis 0,18° C. Heidenhain vermied den Uebelstand, die Muskeln durch die durchgestochene Thermosäule zu verletzen, indem er letztere in einer Aufhängung anbrachte, welche genau den Bewegungen des Muskels folgt, ihm also bei jeder Phase der Zusammenziehung fest anliegend bleibt, und fand so, dass für den einzelnen Muskel, wenn er sich frei zusammenzieht, bei jeder einzelnen Contraction die Temperatur etwa um 0,001—0.005° C. ansteigt. Hierbei hat sich auch herausgestellt, dass, wenn die Muskeln sich nicht vollständig zusammenziehen können, wie es der Fall ist, wenn man den ganzen Schenkel tetanisirt, indem die Contraction bei einer gewissen Streckung des Hinterbeins infolge der Wirkung der Antagonisten sistirt, sich mehr Wärme entwickelt, als wenn die Muskeln sich frei verkürzen können, daher auch die grösseren Werthe, die v. Helmholtz erhalten hat. Ebenso ist die gebildete Wärmemenge grösser, wenn der Muskel durch Belastung an der Verkürzung verhindert wird. Wenn wie im Verlauf des Tetanus im mechanischen Sinne keine Arbeit geleistet wird, so steigt die Wärmebildung stetig an bis zu einem Maximum, das durch die Ermüdung und die dadurch bedingte Erschlaffung gegeben ist; diese Wärmebildung ist die sog. innere Arbeit des tetanischen Muskels (S. 315). Allein auch der frei sich verkürzende Muskel entwickelt noch Wärme, wenngleich weniger als der an der Verkürzung gehinderte. Je stärker die Arbeit ist, welche der Muskel zu leisten hat, desto stärker ist die Wärmebildung, freilich nur innerhalb einer bestimmten Grenze. Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft sollte man vielmehr erwarten, dass, wenn die Arbeitsleistung des Muskels eine grössere ist, weniger Wärme gebildet wird, und umgekehrt. Nun zeigt sich aber, dass im Muskel mit der geleisteten Arbeit eine Wärmeentwicklung Schritt hält, welche nicht dazu bestimmt ist, in Arbeit umgewandelt zu werden. Der Muskel arbeitet also mit Verlust, der um so grösser ausfällt, je stärker die Arbeitsleistung ist.

Muskelermüdung. Einen vom Organismus getrennten Muskel kann man als ein Reservoir von Stoffen ansehen, von denen ein Theil bei jeder Zusammenziehung verbraucht wird. Es ist daher auch klar, dass die Arbeit des Muskels nur beschränkte Zeit dauern kann, indem ein Zeitpunkt eintreten wird, wo die Vorräthe an zersetzbaren Stoffen im Muskel erschöpft sind; dann tritt nothwendiger Weise Stillstand ein. Dieser Zustand, in dem die Arbeitsleistung des Muskels herabgesetzt ist und schliesslich ganz sistirt, bezeichnet man als Ermüdung. Eine solche Ermüdung tritt leicht ein, wenn der ausgeschnittene Muskel anhaltend tetanisirt wird. Lässt man nur Einzelreize in Intervallen, sog. rhythmische Reize auf den Muskel einwirken, so kann er viel länger thätig bleiben. Da nun dem ausgeschnittenen Muskel für die bei der Thätigkeit verbrauchten Stoffe — abgesehen von der O-Aufnahme auch ausgeschnittener Muskeln aus der umgebenden Atmosphäre (S. 316) — kein Ersatz zugeführt wird, so deutet diese Erfahrung darauf, dass schon die Anhäufung der bei der Muskelthätigkeit gebildeten Umsetzungsproducte zum Theil an der schnellen Ermüdung Schuld ist. Hierfür spricht auch ein von J. Ranke herrührender Versuch. Stellt man von anhaltend thätig gewesenen Froschmuskeln ein Wasserextract her, in das ein grosser Theil der bei der Zusammenziehung gebildeten Stoffe übergeht, und spritzt diese, analog der Fleischbrühe (S. 262), neben den Fleischbasen (Kreatin u. s. w.) auch Milchsäure und saures phosphorsaures Kali enthaltende Flüssigkeit in die Gefässe eines frischen leistungsfähigen Muskels, so büsst dieser dadurch seine Leistungsfähigkeit ein. So soll nach Preyer schon $^1/_{1800}$ vom Gewicht des Muskels an Milchsäure genügen, dem Muskel einen beträchtlichen Theil seiner Leistungsfähigkeit zu rauben. Wäscht man diese „Ermüdungsstoffe“ z. B. durch Hindurchleiten einer $^3/_4$ proc. NaCl-Lösung durch die Blutgefässe aus, so fängt der Muskel wieder an, auf Reize mit Zuckungen zu antworten.

Anders liegen die Verhältnisse bei dem im unversehrten Zusammenhange mit dem Körper befindlichen Muskel. Hier können durch das Venenblut und die Lymphe die bei der Zersetzung gebildeten Stoffe aus dem Muskel fortgeschwemmt werden und in den allgemeinen Kreislauf übertreten, anderseits aber durch den arteriellen Blutstrom dem Muskel, zum Ersatz des verbrauchten, neues Ernährungsmaterial zugeführt werden. Auch dürfte die stetige Neutralisation der bei der Thätigkeit gebildeten Milchsäure durch das Alkali des Blutes für die Erhaltung der Reactionsfähigkeit des Muskels nicht ohne Bedeutung sein; daher die weit grössere Leistungsfähigkeit des vom Blut durchströmten Muskels. Für die Muskeln der Warmblüter ist diese stetige Zufuhr arteriellen Blutes so unumgänglich erforderlich, dass der ausgeschnittene Muskel ausserordentlich schnell seine Leistungsfähigkeit einbüsst. Ebenso büsst auch der von der Blutzufuhr abgesperrte Säugethiermuskel im Körper des lebenden Thieres allmälig seine Reactionsfähigkeit ein, so die Muskeln des Hinterbeins infolge Unterbindung der Aa. iliacae nach Schiffer schon nach 2 Stunden. Aber

auch ausgeschnittene Muskeln der Warmblüter kann man, wie Ludwig und A. Schmidt gezeigt haben, durch künstliche Durchblutung für längere Zeit (20—24 Stunden) leistungsfähig erhalten. Nun tritt aber bei andauernder Thätigkeit auch bei dem blutdurchströmten Muskel Ermüdung ein. Hier hat man sich vielleicht vorzustellen, dass durch die mit jeder Contraction verbundene Compression der im Muskel verlaufenden Blutgefässe sowohl die Abfuhr der Zersetzungsproducte als die Zufuhr neuen Ernährungsmaterials in unvollständigerer Weise erfolgt, daher sich mit der Zeit eine Anhäufung jener Ermüdungsstoffe einstellt, während anderseits der Ersatz für das verbrauchte Material ein stetig zunehmendes Deficit aufweist. Findet aber ein passender Wechsel zwischen Ruhe und Thätigkeit statt, so können in den Intervallen zwischen den einzelnen Contractionen die verbrauchten Stoffe fortgeschwemmt und durch frische ersetzt werden, sodass der Muskel sich am Ende der Ruhepause wieder auf dem Bestande an zersetzbaren Stoffen befindet, wie beim Beginn der Thätigkeit. So ist es zu verstehen, weshalb eine zweckmässige Abwechslung zwischen Ruhe und Thätigkeit den Muskel so ausserordentlich leistungsfähig erhält. Ja es kann sogar die Leistungsfähigkeit des Muskels zunehmen, wenn der Ersatz reichlicher wird als der Stoffverbrauch. Diese verschiedenen Zustände der Leistungsfähigkeit der Muskeln bezeichnet man auch als Herabsetzung resp. Steigerung seiner Erregbarkeit.

Quelle der Muskelkraft. Bei der Thätigkeit des Muskels ist eine Abnahme der Eiweissstoffe nicht nachgewiesen, dagegen eine Umsetzung des Glycogen des ruhenden Muskels in Zucker und Milchsäure, ebenso eine vermehrte CO_2-Bildung mit Sicherheit festgestellt. Nun liesse sich aber einwenden, dass die Producte der Umsetzung in dem einzelnen Muskel im Verhältniss zu dessen Gesammtgehalt an Stoffen eine zu geringe Grösse vorstellen, als dass etwa gefundene Differenzen nicht zum Theil innerhalb der Fehlergrenzen fielen. Lässt man aber die Muskeln des ganzen Körpers, deren Masse mindestens 40 pCt. des Körpergewichtes entspricht, für längere Zeit arbeiten, so treten die in den Muskeln gebildeten Umsetzungsproducte in das Körperblut über und durch dieses zum grossen Theil auf dem Wege der Ausscheidungen (Harn, Haut und Lunge) heraus. Für die Kohlensäure haben wir schon bei der Athmung (S. 83) gesehen, dass dieselbe bei Arbeitsleistung in einer gegenüber der Muskelruhe erheblich gesteigerten Menge ausgehaucht wird. Die Mehrausscheidung von CO_2 ist einmal auf die reichlichere Bildung von CO_2 im Muskel bei dessen Thätigkeit zurückzuführen, sodann auf die vermehrte Athmungsfrequenz (S. 99), die sich bei schwerer Arbeit einstellt. Da nun die Zersetzungsproducte des Eiweiss nur durch den Harn und zwar bei Carni- und Omnivoren fast ausschliesslich als Harnstoff den Körper verlassen, so wird, falls bei der Muskelthätigkeit Eiweissstoffe zerstört werden, sich dies durch eine, jenem Betrage an zersetztem Eiweiss entsprechende Vermehrung des ausgeschiedenen Harnstoffs documentiren müssen. Indessen hat sich nun durch Versuche von Voit für den

arbeitenden Menschen (S. 257) und für den Hund sowie durch die von Fick und Wislicenus am Menschen gezeigt, dass nur eine ausserordentlich geringe Mehrausscheidung von Harnstoff bei grösserer Arbeitsleistung stattfindet, und dieses geringe Plus an zersetztem Eiweiss ist weit davon entfernt, durch seinen Zerfall das dem mechanischen Aequivalent der geleisteten Arbeit entsprechende Wärmeäquivalent zu liefern (1 Calorie = 425 Kgrm.Met. [S. 282]). Es ist sehr lehrreich, sich die quantitativen Unterschiede in den Zersetzungen des Körpers bei Ruhe und Thätigkeit durch die Stoffbilanz (S. 252 und 257) vorzuführen. Dagegen entspricht dem Betrage der CO_2-Mehrausscheidung bei Arbeitsleistung ein Wärmeäquivalent, das dem mechanischen Aequivalent der geleisteten Arbeit ziemlich nahe kommt. Die Quelle der Muskelkraft ist also nicht die Zersetzung N-haltiger, sondern die Oxydation N-freier, aber C-reicher Stoffe (Kohlehydrate) im Muskel.

Es ergibt sich daraus die wichtige Folgerung, dass für die Ermöglichung der Arbeitsleistung Menschen und Thiere der Zufuhr C-reicher Nahrung (Kohlehydrate und Fette) bedürfen. Im Einklang hiermit steht die Erfahrung, dass Menschen, welche schwer arbeiten, sehr erhebliche Mengen C-reicher Nahrung (Brot, Kartoffeln, Reis, Mais; Speck) einführen. Auch in den pflanzlichen Nahrungsmitteln, den Cerealien, sowie im Heu und Gras sind sehr grosse Mengen C-reicher Stoffe, an Kohlehydraten 4—6mal so viel, und wenn wir die im Darm der Herbivoren zu fast der Hälfte ihres Gewichtes zur Ausnutzung gelangende Cellulose miteinbegreifen, sogar 6—8mal so viel als von Eiweissstoffen enthalten, und wir sehen, dass gerade bei diesen Futtermitteln unsere Lastthiere (Pferd und Rind) zu sehr erheblicher Arbeitsleistung befähigt werden. Der geringe Mehrverbrauch an Eiweissstoffen, welcher neben der vermehrten Zersetzung C-reicher Stoffe bei der Muskelthätigkeit nachweisbar ist, ist auf den Umsatz eiweisshaltiger Muskelsubstanz zu beziehen, aber nur in dem Sinne, dass infolge der Thätigkeit die Muskelsubstanz selbst, ähnlich wie Eisentheile bei der Dampfmaschine, einer Abnutzung unterliegt. Daher ist für die Arbeitsleistung auch Mehrzufuhr eiweisshaltiger Nahrung, wenn auch in geringerem Maasse erforderlich, aber nur um den Muskel in gutem Stande zu erhalten (S. 258), um den Wiederersatz der sich abnutzenden Formelemente, an deren Integrität schliesslich jede physiologische Leistung gebunden ist, zu ermöglichen.

Neuere von E. Wolff und Kellner ausgeführte Versuche haben, für das Pferd wenigstens, bei der Arbeitsleistung eine nicht unbeträchtlich vermehrte Zersetzung von Eiweiss gefunden. Nun haben wir schon gesehen, dass, abgesehen von der vermehrten CO_2-Bildung der thätigen Muskeln, infolge der bei der Arbeitsleistung zunehmenden Zahl und Stärke der Athemzüge eine gesteigerte CO_2-Bildung und Ausscheidung statthat, und dieser Mehrverbrauch an Kohlenstoff geschieht auf Kosten des Fettes am Körper. Daher nimmt bei Arbeitsleistung zuerst der Fettgehalt des Körpers ab und erst nach Verbrauch des Fettes das Körpereiweiss. Ist aber der arbeitende Organismus fettarm, wie dies zumeist beim Pferd der Fall ist, so geschieht der Mehrverbrauch von Kohlenstoff auf Kosten des Eiweiss, daher bei fettarmen Pferden durch Arbeitsleistung der Eiweisszerfall gesteigert wird. Vielleicht ist entsprechend der grossen Muskelmasse des Pferdes (dieselbe

ist auf reichlich 40 pCt. des Körpergewichtes zu schätzen, beträgt also bei einem Pferd von 500 Kgrm. mindestens 200 Kgrm.) auch die Abnutzung des Muskelgewebes bei der Arbeit so beträchtlich, dass daraus eine erhebliche Mehrausscheidung von Stickstoff durch den Harn resultirt.

Ueberleben des Muskels. Muskelstarre. Ausgeschnittene Muskeln überdauern die Trennung vom Gesammtorganismus sehr verschieden lange Zeit, je nach der Natur des Thieres und der Temperatur der Umgebung. Säugethiermuskeln bleiben selbst unter günstigen Bedingungen: bei feuchter Luft und mittlerer Zimmertemperatur nur etwa $^1/_2$ Stunde lang noch zuckungsfähig, Froschmuskeln viele Stunden bis Tage. Bei niederer Temperatur (0—1° C.) und Schutz vor Austrocknung hat man Froschmuskeln sogar noch 8—10 Tage reactionsfähig gefunden; Temperaturen über 40° heben dagegen sehr rapide die Leistungsfähigkeit der Muskeln auf. Reagirt der Muskel auf Reize nicht mehr, so stellen sich bald gewisse Veränderungen an ihm ein, die Muskeln werden heller, dabei trübe, weniger dehnbar und leichter zerreisslich. Diese Veränderungen treten bei den von der Blutzufuhr so ausserordentlich abhängigen Säugethiermuskeln kurze Zeit nach dem Tode des Individuums d. h. nach dem Aufhören der Athem- und Herzbewegungen auf. Zunächst sinkt, der Schwere folgend, der Kiefer auf die Brust herab, die etwa geöffneten Augenlider sowie die Arme fallen passiv herab. Nach einiger Zeit (zwischen $^1/_4$ und 7 Stunden nach dem Tode) fängt die Leiche an steif zu werden. Man bezeichnet deshalb den Zustand des Absterbens der Muskeln als Todtenstarre oder besser Muskelstarre. Die Starre beginnt nach Nysten's Beobachtungen ganz gesetzmässig an den Beiss-, Gesichts- und Nackenmuskeln, steigt dann in den Rumpf und die oberen Extremitäten und schliesslich in die Beine hinunter. Es erfordert dann eine ausserordentliche Kraft, um die Gelenke zu biegen. Hat die Leiche 10—18 Stunden in diesem Zustande verharrt, dann löst sich die Starre in derselben Ordnung, wie sie gekommen d. h. von oben nach unten fortschreitend. Wie es bei den Kaltblütern längere Zeit bis zum Eintritt der Muskelstarre bedarf, so hält auch dieses Stadium länger an, und auch die Lösung der Starre erfolgt langsamer. Bemerkenswerth ist, dass in der Reihe des Auftretens der Starre der als Krankheitsform zu beobachtende Tetanus, der Starrkrampf genau denselben Gesetzen folgt, wie die Muskelstarre. Da die Muskeln stets in der Stellung starr werden, in der sie sich im Augenblicke des Todes befanden, so ist die Vermuthung, als wäre die Starre einer gewöhnlichen Contraction vergleichbar, von der Hand zu weisen. Wie du Bois-Reymond gezeigt hat, reagiren todtenstarre Muskeln, auch noch nach Lösung der Starre sauer, und zwar wie beim Tetanus infolge Bildung von Milchsäure, allein dabei findet nach Böhm kein Verbrauch des Glycogens statt; ungeachtet der Säurebildung bleibt der Glycogenbestand unangegriffen. Die Starre tritt um so rapider auf, je stärker die Muskeln vor dem Tode gearbeitet

haben, so z. B. nach dem durch Vergiftung mit dem Alcaloid der Brechnuss (Strychnin) erzeugten Tetanus schon in wenigen Minuten.

Auf dem Phänomen der Todtenstarre und der weiteren Lösung derselben beruht die bekannte Erfahrung, dass frisch geschlachtetes Fleisch beim Kochen hart und zähe wird, während in solchem, das längere Zeit nach dem Schlachten noch gelegen hat, infolge reichlicher Säurebildung das Bindegewebe aufgelockert wird, daher das Fleisch auch weicher und mürber ist.

Die Erscheinung, dass der Muskel bei der Starre eine teigige Beschaffenheit annimmt, hat schon früh zu der Vermuthung geführt, dass dabei etwas, was vorher tropfbar flüssig war, nunmehr fest wird. Dass nicht etwa die Gerinnung des im Muskel enthaltenen Blutes, wie man auch meinte, die Ursache der Todtenstarre ist, wird dadurch bewiesen, dass auch der vollständig blutleere Muskel eines Frosches, dessen Blut man durch $^3/_4$ proc. NaCl-Lösung ersetzt hat, todtenstarr wird. Brücke hat schon vor mehr als 40 Jahren ausgesprochen, es möchte, analog wie im Blute, irgend ein Bestandtheil im Primitivmuskelbündel selbst gerinnen. Diese Vermuthung ist erst durch Kühne experimentell bestätigt worden. Mit $^3/_4$ proc. NaCl-Lösung ausgespritzte und in der Kälte ausgepresste Froschmuskeln liefern einen Saft, der eine klare neutral reagirende Flüssigkeit darstellt, das „Muskelplasma". Nach einigen Stunden bildet sich bei Zimmertemperatur darin ein zartes Gerinnsel und zwar ungefähr zu der nämlichen Zeit, wo andere Muskeln unter den gleichen Bedingungen todtenstarr werden, zugleich schlägt die Reaction nach und nach in eine saure um. Diese gerinnbare Eiweisssubstanz nannte Kühne: Myosin. Sie ist eine Globulinsubstanz, unlöslich in Wasser, löslich in 10 proc. NaCl-Lösung, ebenfalls löslich in 0,1 proc. HCl unter Bildung von Acidalbumin oder Syntonin (S. 123). Befreit man Muskeln durch Ausspritzen mit 10 proc. NaCl-Lösung von dem gerinnbaren Körper, dem Myosin, so werden sie auch nicht todtenstarr. Alle diejenigen Einwirkungen, welche die Gerinnung des Myosin beschleunigen, befördern auch den Eintritt der Todtenstarre. Gleichwie bei Temperaturen über 40° C. der Muskel schnell in Todtenstarre verfällt, so gerinnt auch der ausgepresste myosinhaltige Muskelsaft, das Muskelplasma bei 45° unter Säurebildung innerhalb weniger Minuten. Wirft man dagegen Muskeln auf einen Augenblick in siedendes Wasser, so werden sie ganz hart und weiss, ohne zu erstarren und ohne ihre neutrale oder alkalische Reaction einzubüssen. Das Gleiche ist der Fall bei der durch Mineralsäuren herbeigeführten Starre. Durch diese Einwirkungen wird vielmehr der andere im Muskel vorkommende, in Wasser lösliche und bei 75° gerinnende Eiweisskörper, das Serumalbumin coagulirt.

Man spricht auch von „Wasserstarre, Chloroformstarre" etc. als den Zuständen, welche sich einstellen, wenn man reines Wasser, Chloroform etc. in die Muskeln einspritzt. Man könnte so viel Starren unterscheiden, als es chemische Agentien gibt, welche das Myosin zum Gerinnen bringen. Endlich ist noch zu erwähnen, dass auch

längeres Absperren der Blutzufuhr den Muskel allmälig in die Starre überführt.

Isolirte Reizung. Wird ein dünner parallelfaseriger Muskel z. B. der Sartorius oder Gracilis des Frosches mittels nadelförmiger Electroden an einer ganz beschränkten Stelle, also partiell durch Inductionsströme gereizt, so sieht man die Contraction sich nur in den unmittelbar vom Reiz getroffenen Muskelfasern der Länge nach fortpflanzen; alle übrigen Fasern, auf die der Reiz nicht eingewirkt hat, bleiben in Ruhe. Jede einzelne Muskelfaser bildet gewissermassen einen abgeschlossenen Bezirk für sich, in welchem die an einem Theil erregte Zusammenziehung sich über die ganze Faser verbreitet, dagegen findet eine Verbreitung der Quere nach auf die angrenzenden Fasern nicht statt. Man bezeichnet diese Art der Erregung als isolirte Reizung; sie ist den quergestreiften Muskelfasern geradezu eigenthümlich. Die bei partieller Reizung auftretende Contraction, die Verdickung erstreckt sich nicht sofort über den ganzen Muskel, vielmehr sieht man, besonders schön unter dem Mikroskope, die Zusammenziehung von der gereizten Stelle beginnend auf davon entferntere weiter fortschreiten, es läuft gleichsam eine Contractionswelle den Muskel entlang. Setzt man auf einen Muskel unweit des oberen und unteren Endes je einen krückenförmigen Hebel auf und bringt man am oberen Ende die Reizelectroden an, so werden, da der Muskel zunächst den dem Reize nächsten Hebel und dann erst den entfernteren Hebel emporhebt, die von beiden Hebeln am Myographion aufgeschriebenen Zuckungscurven einen gewissen Horizontalabstand von einander zeigen, aus dem, da die Entfernung beider Hebel gemessen werden kann, sich die Geschwindigkeit der Contractionswelle direct berechnen lässt. Für den Froschmuskel fanden sie Bernstein und L. Hermann zu 3—4 Mtr. in der Secunde; bei Säugethieren soll die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bis zu 5 Mtr. in der Secunde betragen. Mit dem Absterben des Muskels wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit immer langsamer und hört schliesslich ganz auf. Gewissermassen den Uebergang von den quergestreiften zu den glatten Muskeln bildet die Musculatur des Herzens, in welcher sich nach Marchand die Contraction mit der Geschwindigkeit von weniger als 1 Mtr. in der Secunde fortpflanzt.

Eigenthümlichkeiten der blassen (weissen) quergestreiften Musculatur. Bei manchen Thieren, insbesondere beim Kaninchen, erscheinen die meisten Muskeln regelmässig blass und nur einzelne roth; zu jenen gehört z. B. der Gastrocnemius, zu diesen der Soleus. Die blassen Primitivfasern sind durchschnittlich dünner, schmäler als die rothen. Nach Ranvier's Fund ist die Zuckungsdauer der blassen Muskeln viel kürzer als die der rothen, welche nach Rollett in maximo 4mal so lang sein und bis zu einer Secunde betragen kann. Ebenso ist die Erregbarkeit der blassen beträchtlich höher, dagegen ermüden sie leichter, büssen nach Grützner durch Absperrung der Blutzufuhr wie durch Vergiftung schneller ihre Reactionsfähigkeit ein. Da ihre Erregbarkeit an sich eine grössere ist als die der rothen, so werden von einem gemeinsamen Nervenstamme

aus innervirte rothe und blasse Muskeln bei Reizung des Nerven mit schwachen Strömen nicht gleichzeitig sich contrahiren, sondern zuerst die blassen und daher zunächst die Wirkung der letzteren in die Erscheinung treten. Schon Ritter hatte bei schwacher Reizung des Hüftnerven vom Frosch zunächst nur die Beuger sich contrahiren sehen. Es erklärt sich dies daraus, dass, wie Grützner gefunden, den Flexoren die physiologischen Eigenschaften der blassen, den Extensoren diejenigen der rothen Muskeln zukommen. Endlich ist nach Grützner die Zuckungshöhe und die absolute Kraft bei der Einzelzuckung der weissen Muskeln viel bedeutender als die der rothen, dagegen ist die Höhe des Tetanus und die Arbeitsleistung im Tetanus bei den rothen ceteris paribus 2—4mal so gross als bei den weissen.

Glatte Muskelfasern. Wo die Muskelfasern in einer continuirlichen Schicht sich vorfinden, wie am Darm und am Ureter, sieht man die an einer beschränkten Stelle erregte Zusammenziehung sich wellenförmig oder, wie man zu sagen pflegt, peristaltisch auf die benachbarten Faserzellen ausbreiten und allmälig über die ganze Muskelschicht sich fortpflanzen. Hiermit scheint ein principieller Unterschied zwischen beiden Muskelarten gegeben zu sein. Diese successive Fortpflanzung der Zusammenziehung glatter Muskelfasern erfolgt im Vergleich mit den quergestreiften sehr langsam, beiläufig nur mit einer Geschwindigkeit von etwa 25 Mm. in der Secunde, und dem entsprechend ist es auch möglich, den zeitlichen Verlauf dieser Bewegung mit blossem Auge aufzufassen. Bringt man auf eine solche Ausbreitung glatter Faserzellen einen schnell vorübergehenden, nur momentanen Reiz an z. B. einen Oeffnungsinductionsschlag, so fällt zunächst auf, dass eine wahrnehmbare Zeit verfliesst, ehe die Zusammenziehung beginnt, dass diese nur ganz allmälig ihr Maximum erreicht und ebenso allmälig wieder nachlässt, um die Muskelfasern zu ihrer natürlichen Form zurückkehren zu lassen. Es sind hier alle Stadien (S. 310), sowohl das der latenten Reizung, als das der steigenden, wie endlich das der sinkenden Energie ausserordentlich hinausgeschoben und verlängert, oder mit anderen Worten: Alle die Vorgänge, welche sich beim quergestreiften Muskel in kleine Bruchtheile einer Secunde zusammendrängen, sodass ihr zeitlicher Ablauf nur mittels besonderer Hilfsmittel festgestellt werden kann, finden sich bei den glatten Muskelfasern über viele Secunden vertheilt, sodass sie auch ohne jedes Hilfsmittel mit dem blossen Auge verfolgt werden können. Nach Untersuchungen von Sertoli an dem parallelfaserigen M. retractor penis vom Pferd, Hund und Esel beträgt die Dauer der einzelnen Contraction 90—120 Secunden, das Latenzstadium $^1/_5$ Sec., die mittlere Dauer der Verkürzung 15—20 Sec.; es läuft also jedes einzelne Stadium des Contractionsvorgangs beim glatten Muskel etwa 100mal so langsam ab als beim quergestreiften (S. 310). Demnach besteht bezüglich des Ablaufs der Zusammenziehung zwischen beiden Faserarten nur ein gradueller Unterschied. Sehr bemerkenswerth ist nach Sertoli die Erregbarkeitsdauer des M. retractor penis; auch nach Entfernung aus dem Thierkörper konnte er

noch 5—7 Tage lang auf Reizung zur Zusammenziehung gebracht werden.

Im Allgemeinen sind die quergestreiften Muskelfasern, einzig und allein die des Herzens ausgenommen, willkürlich beweglich d. h. sie können durch den Willen zur Zusammenziehung gebracht werden, während die glatten Muskelfasern dem Willen nicht unterworfen und meist durch örtliche Reize, so in den Blutgefässen, dem Ureter, dem Darm etc. durch den Druck oder Reiz des darin befindlichen Inhaltes, in der Haut und im Scrotum durch thermische Einflüsse erregungsfähig sind. Die Verkürzungsgrösse der glatten Faserzellen beträgt nach Beobachtungen an den Ringmuskeln des Darms und der Gefässe etwa zwei Drittel ihrer Länge. Wegen der Schwierigkeit ihrer Isolirung sind die elastischen und mechanischen Verhältnisse der glatten Muskeln nur wenig bekannt. Ihre chemische Zusammensetzung scheint der der quergestreiften Muskelfasern zu gleichen; ihre Reaction hat man meist neutral oder alkalisch, nur am contrahirten Uterus sauer gefunden. Auch eine Muskelstarre kommt an ihnen vor und ist wohl auch durch Myosingerinnung bedingt. Die für die quergestreiften Muskeln constante Säurebildung im Stadium der Todesstarre (S. 322) ist nach du Bois-Reymond bei den glatten Muskeln nicht zu beobachten.

Electrische Erscheinungen am Muskel. Schon im vorigen Jahrhundert hat man den thierischen Theilen, insbesondere den Muskeln und Nerven electrische Erscheinungen oder besser Electricitätsentwicklung zugeschrieben und auf letztere zum Theil den Vorgang der Nervenerregung zurückgeführt. Hierüber ist zwischen Galvani und Volta ein heftiger Streit entbrannt (1791). Volta, welcher die thierische Electricität auf die durch die Ungleichartigkeit der in Frage kommenden thierischen Theile hervorgerufenen electrischen Spannungen zurückführte, blieb Sieger. Auch die scharfsinnigen Einwände und Versuche von Alex. v. Humboldt vermochten diese zur Geltung gelangte Anschauung nicht zu verdrängen. Erst den Versuchen von Matteucci (1840) und vollends den umfassenden Untersuchungen von E. du Bois-Reymond, die auf diesem schwierigen Gebiet die Bahn gebrochen haben, verdanken wir die eingehende Kenntniss der Erscheinungen und ihrer Gesetzmässigkeit.

Legt man an einen von electrischen Strömen durchflossenen Leiter oder an einen Körper, in dessen Innerem electromotorische Kräfte vorhanden sind, einen gekrümmten Draht an, so kann sich ein Theil der Ströme, welche im Leiter oder im electromotorischen Körper vorhanden sind, durch diesen Draht ergiessen. Es wird gleichsam ein Theil der electrischen Strömung aus dem resp. Körper abgeleitet und kann nun mittels eines, in diesen Stromzweig eingeschalteten Galvanometers auf seine Grösse und seine Richtung untersucht werden. Die Stärke und Richtung des so abgeleiteten Stromzweiges hängt nur ab von dem Unterschiede der electrischen Spannungen an den berührten Punkten, den sog. Fusspunkten des ableitenden Bogens, und von dem Widerstande des Bogens selbst.

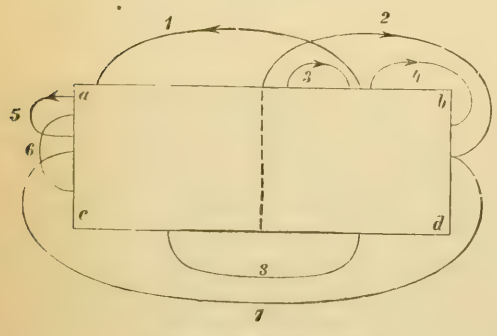
Geht man mit dem ableitenden Bogen die Oberfläche des zu untersuchenden Objectes entlang, so kann man die Anordnung der electrischen Spannungen an den einzelnen Punkten der Oberfläche bestimmen. Allein die Grösse dieser electrischen Spannungen an der Oberfläche ist ja nicht zu verwechseln mit der Stärke der im Innern vorhandenen electrischen Ströme, ja die erstere erlaubt durchaus keinen Schluss auf letztere. Das, was also als „electromotorische Kraft" gemessen wird, ist nur die Differenz der electrischen Spannungen an den Fusspunkten des ableitenden Bogens.

Metallische Drähte sind niemals so gleichartig, dass nicht bei Berührung mit Flüssigkeiten bez. mit feuchten thierischen Theilen an den Berührungsstellen selbst Electricität entwickelt würde; abgesehen davon entstehen beim Durchgange eines Stromes an den Berührungspunkten der Drähte mit den feuchten Leitern Polarisationsströme. Deshalb sind metallische Drähte als ableitende Bögen thierischer Theile durchaus zu vermeiden. Dagegen ist amalgamirtes Zink, in conc. Zinkvitriollösung getaucht, gleichartig und unpolarisirbar. du Bois-Reymond's „unpolarisirbare Electroden" bestehen aus einer an einem Stative verschiebbaren plattgedrückten Glasröhre, die unten durch einen Stopfen von (mit $^3{}_4$ proc. Kochsalzlösung angerührtem) Thon geschlossen ist. In dem mit conc. Zinkvitriollösung gefüllten Glasrohr steckt ein amalgamirter Zinkblechstreifen. Den hervorragenden Theil des Thonstopfens formt man zu einer Spitze, welche den zu untersuchenden Leiter möglichst punktförmig berühren soll.

Strom des ruhenden Muskels. Zum einfacheren Verständniss der electrischen Erscheinungen am Muskel empfiehlt es sich von einem regelmässigen parallelfaserigen Muskel auszugehen. Einen solchen Muskel kann man als einen Cylinder betrachten, dessen gesammte Oberfläche oder Mantel den natürlichen Längsschnitt und dessen an die Sehnen anstossenden Grundflächen die natürlichen Querschnitte vorstellen. Schneidet man aus diesem durch zwei senkrecht auf die Faserrichtung geführte Schnitte ein Stück aus, so erhält man ein sog. regelmässiges Muskelprisma, an dem man nun den Mantel als Längsschnitt, die Schnittflächen senkrecht zur Axe des Cylinders als künstliche Querschnitte bezeichnet. Unter Aequator versteht man einen Kreis, der von beiden Endflächen des Prismas gleich weit entfernt ist. Symmetrische Punkte sind solche, die gleich weit vom Aequator entfernt liegen. du Bois-Reymond hat nun als Hauptgesetz gefunden, dass alle Theile des natürlichen oder künstlichen Querschnittes sich stark negativ verhalten gegen alle Theile des natürlichen oder künstlichen Längsschnittes. Schaltet man das prismatische Muskelstück in einen Kreis ein, in dem sich ein Galvanometer befindet, so zeigt das Galvanometer den Strom zwischen den Ableitungsstellen des Muskels, zwischen den sog. Fusspunkten des ableitenden Bogens an. Dieser Strom zeigt stets die Richtung vom Längsschnitt zum Querschnitt, also im Muskel vom Querschnitt zum Längsschnitt. Ferner hat sich gezeigt, dass von den verschiedenen Punkten des Längsschnittes sich jeder dem Aequator nähere Punkt positiv gegen jeden entfernteren verhält; Ableitung von jedem dem Aequator näheren zu jedem davon entfernteren Punkt,

also von unsymmetrischen Punkten des Längsschnittes gibt jedesmal einen vom ersteren zum letzteren gerichteten Strom. Die beiden Enden der Cylinderaxe heissen Pole; an den Polen herrscht die stärkste negative Spannung und fällt von da nach den Enden des Querschnittes regelmässig ab; man erhält nach dem Obigen im ableitenden Bogen Ströme, welche vom Aequator zum Pol gehen, und ferner Ströme von den Polen näher gelegenen Punkten des Querschnittes zu davon entfernteren. Ist der ableitende Bogen dem Muskel angelegt derart, dass das Galvanometer einen Strom anzeigt, so bezeichnet man dies als wirksame Anordnung, und zwar ist die Anordnung stark wirksam, wenn die beiden Enden des ableitenden Bogens auf Längs- und Querschnitt aufruhen, schwach wirksam, wenn sie auf unsymmetrische Punkte nur einer Flächenbegrenzung, also Längsschnitt oder Querschnitt allein aufgesetzt werden. Werden zwei symmetrische Punkte des Längs- oder Querschnittes abgeleitet, so zeigt das Galvanometer keinen Strom an, die Anordnung ist, wie man sagt, unwirksam. In Fig. 28 stellt das Rechteck a b c d einen Schnitt durch das Muskelprisma, a b und c d sind die Durchschnitte durch den Längsschnitt, a c und b d die Durchschnitte durch den Querschnitt; die gekrümmten Linien darüber sollen die zum Galvanometer geführten ableitenden Bögen und die darin gezeichneten Pfeile die Richtung der im ableitenden Bogen kreisenden Ströme andeuten. Nur die Bögen 6, 7, 8 entsprechen, da sie symmetrische Punkte berühren, unwirksamen Anordnungen. Die positiven electrischen Spannungen sind am Längsschnitt am stärksten am Aequator und nehmen von da schnell ab nach den Enden hin, an welchen sie Null sind und nun in die negative Spannung des Querschnittes übergehen. Diese nimmt von den Enden des Längsschnittes nach den Polen hin, wo ihre Stärke ihr Maximum erreicht, allmälig zu.

Fig. 28.



Ströme des Muskelprismas.

Jedem, auch dem kleinsten Muskeltheilchen kommt der Muskelstrom zu. Bemerkenswerth ist es, dass diese Ströme um so stärker, ihre electromotorische Kraft um so grösser wird, je dicker und je länger der Muskel ist.

Nur der noch erregbare contractionsfähige Muskel zeigt den gesetzmässigen Muskelstrom; dieser hält mit der Leistungsfähigkeit des Muskels gleichen Schritt, nimmt also an Stärke ab in dem Maasse, als die Leistungsfähigkeit des Muskels sinkt. So ist nach Roeber der Muskelstrom bei starker Ermüdung sehr geschwächt;

unmittelbar nach dem Tode dagegen, sowie im blutüberfüllten Muskel ist der Muskelstrom stärker, als sonst am ausgeschnittenen Muskel, aber in den erwähnten Fällen ist auch die Erregbarkeit, die Leistungsfähigkeit der Muskeln eine grössere. Sobald dagegen der Muskel todtenstarr wird, hört der Muskelstrom auf.

Die Muskelströme sind ferner um so stärker, je entwickelter das Muskelgewebe ist. Die Muskeln sämmtlicher Thiere, soweit sie untersucht sind, zeigen den Muskelstrom. Glatte Muskelfasern besitzen den Strom, nur in sehr geringer Stärke. Der Muskelstrom nimmt nach Steiner mit der Temperatur und zwar von $+2$ bis 5^0 C. beginnend an Stärke zu, um zwischen 35—40^0, also bei Blutwärme sein Maximum zu erreichen; darüber hinaus sinkt wieder die Stromstärke.

Ausser der Wirkung auf das Galvanometer ist der Muskelstrom noch vieler anderen, so auch einer chemischen Wirkung fähig, indem er wie der galvanische Strom electrolytisch wirkt, so z. B. aus in seinen Kreis eingeschalteter Jodkaliumlösung das Jod frei macht und daher farblosen Jodkaliumstärkekleister bläut.

Da die natürlichen Muskeln meist keine geraden, sondern schräge Querschnitte darbieten, so ist es von Interesse zu wissen, wie verhalten sich die Spannungen in einem solchen „Muskelrhombus“. Nach du Bois-Reymond lässt sich das Gesetz der schrägen Querschnitte, auch das Gesetz der Neigungsströme genannt, kurz so aussprechen: Es verhält sich eine jede stumpfe Ecke eines Muskelrhombus stark positiv gegen eine jede spitze Ecke. Die Ströme solcher Muskelrhomben sind stärker als diejenigen Ströme, welche man von Längsschnitt und senkrechtem Querschnitt erhält, weil, je schräger der Querschnitt, er um so negativer wird. Dergleichen Neigungsströme erhält man auch von natürlichen Muskelrhomben z. B. dem Gastrocnemius des Frosches.

Unter Parelectronomie versteht man nach du Bois-Reymond diejenige Abweichung von den gewöhnlichen electrischen Erscheinungen der Muskeln, welche ausgeschnittene aber unversehrte und mit einer sehnigen Ausbreitung versehene Muskeln z. B. der Gastrocnemius des Frosches darbieten. Dieselben bestehen darin, dass diese Muskeln häufig sehr schwach electrisch, ja zuweilen in umgekehrter Richtung wirken, derart dass der natürliche Querschnitt positiv gegen den Längsschnitt ist. Besonders häufig zeigt sich dies Verhalten bei Muskeln stark abgekühlter Frösche oder von sog. Winterschläfern (S. 294). Sofort aber tritt die gewöhnliche starke Wirkung und die normale Stromrichtung ein, sobald der von der Sehne bekleidete natürliche Querschnitt durch Aetzen mit Säuren, Alcohol, ja sogar schon durch Berührung mit schweissigen Fingern entfernt und so der natürliche Querschnitt in einen künstlichen verwandelt wird.

Aenderung des Muskelstromes bei der Thätigkeit. Die Muskelzusammenziehung übt einen bedeutenden und höchst bemerkenswerthen Einfluss auf die electromotorische Kraft des Muskels. Wird ein Muskel, der passend abgeleitet am Galvanometer seinen Strom anzeigt, mit Inductionsströmen vom Nerven aus tetanisirt, so sieht man die Ablenkung der Nadel des Galvanometer kleiner werden. Es findet eine Abnahme in den Spannungsdifferenzen der Oberflächen und

zwar infolge Abnahme der electromotorischen Kraft des Muskels während des Tetanus statt. Man bezeichnet diese Abnahme des Stromes, welche der rückläufige Ausschlag der Nadel anzeigt, als die negative Schwankung des Muskelstromes. Sie zeigt sich regelmässig bei der Muskelthätigkeit, gleichviel durch welche Reize dieselbe hervorgerufen wird; ja sie zeigt sich sogar, wenn der Muskel zur Zusammenziehung zwar angeregt, seine Verkürzung aber durch Einspannen seiner Enden in passende Klemmen oder durch Anhängen eines sehr schweren Gewichtes unmöglich gemacht wird. Auch die Muskeln des lebenden Menschen zeigen bei der willkürlichen Zusammenziehung die negative Schwankung. Die negative Schwankung ist in gleicher Weise ein discontinuirlicher Vorgang, wie der Tetanus (S. 315). Es schwankt dabei der Muskelstrom zwischen seiner ursprünglichen und der dem Tetanus zukommenden kleineren Grösse fortwährend und so schnell auf und ab, dass die Nadel des Galvanometer, zu träge diesen schnellen Schwankungen zu folgen, nur die Resultante aus allen diesen Stromesschwankungen anzeigt. Auf den Beweis hierfür, der durch die sog. secundäre Zuckung gegeben wird, können wir erst bei der Betrachtung der electrischen Erregung des Nerven näher eingehen.

Die genauere Untersuchung der negativen Schwankung hat gelehrt, dass dieselbe im Momente der Reizung, also schon im Stadium der latenten Reizung des Muskels auftritt und dass sie sich mit einer, der Fortpflanzungsschnelligkeit der Contractionswelle (S 324) gleichen Geschwindigkeit von 3—4 Mtr. in der Secunde von Querschnitt zu Querschnitt verbreitet. Da nun die Dauer der negativen Schwankung nach Bernstein nur $^1/_{300}$ Sec., die der latenten Reizung des Muskels $^1/_{100}$ Sec. beträgt (S. 310), so folgt daraus, dass die negative Schwankung bereits abgelaufen ist, wenn die Verkürzung des Muskels beginnt.

Die electrischen Spannungsverhältnisse, welche die Oberflächen lebender Muskeln zeigen, werden zurückgeführt auf im Innern des Muskels vorhandene electromotorische Kräfte; man spricht in diesem Sinne auch von der „Präexistenz der electrischen Gegensätze im Muskel".

Specielle Muskelphysik oder die Lehre von der Verwendung der Muskeln im Körper.

Vermöge der ihnen inhärenten, auf Reize zu Stande kommenden Verkürzungsfähigkeit sind die Muskeln befähigt, Form- oder Lageveränderungen sowohl einzelner Theile des Körpers gegen einander als des Gesammtkörpers überhaupt herbeizuführen. Man theilt die Muskeln ihrer Form nach in solide und Hohlmuskeln ein. Die letzteren finden sich in viel geringerer Menge als die ersteren und umgeben meist als mehr weniger dicke Muskelschicht die Höhlen der röhren- oder schlauchförmigen Organe, so Darmcanal, Ureter, Harnblase, Blutgefässe, oder sie bilden für sich das Hohlorgan, so im Uterus. Alle diese genannten bestehen aus glatten Muskelfasern

(S. 299); es erfolgen daher die Bewegungen in jenen Organen verhältnissmässig langsam und zwar so, dass sich die Bewegung mit einer für das Auge noch wahrnehmbaren Geschwindigkeit von dem einen Theil des Rohres zum andern d. h. peristaltisch fortpflanzt (S. 325). Durch die successive Verkürzung dieser Fasern wird der Inhalt des Darmcanals in der Richtung von der Eingangs- (Mund-) zur Ausgangsöffnung (After) fortgeführt, der in den Nieren bereitete Harn in die Blase geleitet und von dieser nach aussen gepresst, in den kleinen Arterien das Lumen verengt, endlich der etwaige Inhalt des Uterus ausgestossen. An einzelnen Stellen sind um die Ausgangsöffnung eines Hohlorgans Kreisfasern in grösserer Menge angehäuft, so an der Cardia, dem Pylorus, der Urethralöffnung der Blase u. A. Sind diese contrahirt, so verwehren sie dem Inhalt den Austritt, sie fungiren daher als Schliessmuskel oder Sphincteren. Man bezeichnet alle diese aus glatten Faserzellen bestehenden Muskeln, weil auf sie der Wille keinen oder nur sehr beschränkten Einfluss übt, als unwillkürliche Muskeln. Zu ihnen gehört auch ein aus quergestreiften Fasern zusammengesetzter Hohlmuskel, das Herz, dessen Bau wir bereits näher kennen gelernt haben (S. 27). Alle übrigen quergestreiften Muskeln, die zugleich sämmtlich zu der Klasse der soliden gehören, werden vom Willen bestimmt; man bezeichnet sie deshalb auch wohl als willkürliche Muskeln. Sie vermitteln die Ortsbewegungen, die Sprache und die Athembewegungen. Als eine seltene Abart der soliden Muskeln seien die Ringmuskeln vorweg genommen; diese umgeben gewisse Leibesöffnungen und haben entweder gar keinen Zusammenhang mit den Knochen, sodass sie bei ihrer Zusammenziehung die von den Weichtheilen gebildete Oeffnung verengen, wie der Sphincter oris, oder sie sind an zwei diametral gegenüberliegenden Stellen am Knochen befestigt, sodass sie bei ihrer Zusammenziehung den durch sie gebildeten rundlichen Spalt zu einem elliptischen machen, so der Orbicularis oculi, oder sie haben, wie der Sphincter ani ext., nur einen einzigen Ausgangspunkt am Skelet (Steissbeinspitze), zu dem sie auch zurückkehren. Alle übrigen Muskeln kann man in drei Gruppen bringen: in lange Muskeln, mit vorwiegend linearer Ausdehnung, in breite Muskeln mit Flächenausdehnung in die Länge und Breite und endlich in kurze und dicke Muskeln. Da diese Muskeln in der Regel zwischen zwei Knochen ausgespannt sind, so werden sie bei ihrer Verkürzung entweder beide Knochen gegeneinander bewegen, oder wenn einer von beiden festgestellt ist, den beweglichen gegen ersteren heranbringen. Nun sind aber die Knochen gegen einander vermöge der Gelenke beweglich, es ist also die Lehre von den Skeletbewegungen eigentlich identisch mit der Mechanik der Gelenke.

Mechanik der Gelenke und des Skelets.

Die Lehre von den Gelenken ist in neuerer Zeit durch die Arbeiten der Brüder Wilhelm und Eduard Weber, Henke, A. Fick

u. A. sehr wesentlich gefördert und auf mathematisch-mechanische Grundlagen zurückgeführt worden.

Die Knochen des Körpers sind, wenn wir von der vollkommen unbeweglichen Verbindung der Schädelknochen mit einander durch Nähte und von der Einkeilung (Gomphosis) der Zahnwurzeln in die Zahnhöhlen absehen, gegen einander beweglich, indess ist der Grad dieser Beweglichkeit an den verschiedenen Gelenken verschieden. Eine nur beschränkte Beweglichkeit ist da gestattet, wo die Knochen durch Knorpel mit einander verbunden sind; man bezeichnet diese Verbindungsform als Synchondrosen oder Symphysen. Solcher Gestalt sind die Verbindungen zwischen beiden Beckenbeinen, zwischen den Beckenbeinen und dem Kreuzbein (Synchondrosis sacro-iliaca) und die zwischen den einzelnen Wirbelkörpern. Allein diese Synchondrosen haben den Vortheil, dass sie sehr elastisch und deshalb ausserordentlich widerstandsfähig sind; werden so verbundene Knochen durch von aussen einwirkende Gewalten von einander entfernt oder fest auf einander gedrückt, so federn sie dann vermöge der Elasticität der Faserknorpel wieder in die ursprüngliche Lage zurück. Es liegt auf der Hand, dass je höher resp. dicker der Knorpel, um so grösser die Beweglichkeit sein wird. Ist auch die Beweglichkeit je zweier mit einander so verbundener Wirbelknochen, wenn auch allseitig, so doch nur gering, so erhält doch die ganze Wirbelsäule durch Summirung der Bewegungen ihrer einzelnen Theile einen hohen Grad von Biegsamkeit, die besonders beim Menschen, Affen und den Katzenthieren ausgesprochen in die Erscheinung tritt.

Gelenke. Die frei bewegliche Verbindung der Knochen wird vermittelt durch die Gelenke. Die Form der Gelenkverbindung variirt mannigfach und ist durch sie im Allgemeinen schon die Richtung, in welcher Bewegungen erfolgen können, bestimmt. An den einander zugekehrten Gelenkflächen sind die Knochen zur Verminderung der Reibungswiderstände mit einem glatten Ueberzuge von hyalinem Knorpel, dem Gelenkknorpel überzogen. Im Allgemeinen sind die Gelenkflächen vollständig auf einander gepasst, congruent, sodass eine genaue Berührung beider ermöglicht ist, welche zudem noch durch später zu erwähnende Haftmechanismen gesichert wird. So verschieden auch die Form der einzelnen Gelenkflächen ist, so lassen sie sich doch in fünf Typen bringen, zwischen denen sich noch hie und da Modificationen, Uebergangsformen finden, nämlich das Kugelgelenk oder Arthrodie, das Sattelgelenk, das Charniergelenk oder Ginglymus, das Dreh- oder Radgelenk oder Trochoides und endlich das straffe Gelenk oder Amphiarthrosis.

Unter Kugelgelenken oder Arthrodien versteht man Gelenke, welche nach allen Richtungen, nach allen 3 Dimensionen des Raumes eine Bewegung gestatten. Sie kommen dadurch zu Stande, dass das Segment einer Vollkugel, der sog. Gelenkkopf dem Segment einer Hohlkugel aufruht und von diesem mehr oder weniger umschlossen wird. Denkt man sich vom Mittelpunkte der Kugel eine Gerade gezogen, welche die Axe des zu bewegenden Knochens darstellt, so

kann diese Axe den Mantel eines Hohlkegels beschreiben. Die Gestalt und Grösse der Basis dieses Hohlkegels hängt einmal von der Grösse der umschlossenen Gelenkfläche ab derart, dass sie um so grösser ist, je flacher und kleiner das Hohlkugelsegment im Verhältniss zum Kopf ist, sodann von den etwaigen Hemmungsvorrichtungen des Gelenks. Solch' eine Arthrodie bildet das Gelenk zwischen Schulterblatt und Oberarm. Vertieft sich die ausgehöhlte Gelenkfläche zur Pfanne, wie in dem Gelenk zwischen Becken und Oberschenkel, so spricht man von einem Nussgelenk.

Ebenfalls eine Bewegung nach mehreren Richtungen gestatten die von A. Fick als „Sattelgelenke" bezeichneten Gelenkverbindungen. Man kann sich dieselben entstanden denken durch Rotation eines Kreisbogens um eine seiner Convexität zugekehrte und in derselben Ebene gelegene gerade Axe. Auf einer solchen Fläche ist, wie auf einem Sattel, ausser von vorn nach hinten resp. von oben nach unten auch seitliche Bewegung von rechts nach links, also Bewegung nach zwei Axen möglich. Ein derartiges Sattelgelenk kommt beim Menschen zwischen Os multangulum majus der Handwurzel und dem Os metacarpi primum vor.

Ein Charnier- oder Winkelgelenk (Ginglymus) unterscheidet sich von der Arthrodie dadurch, dass es nur in einer einzigen Ebene Bewegung gestattet. Es findet sich hier ein Vollcylinder und ein mehr weniger grosses Segment eines Hohlcylinders, der auf den Vollcylinder passt und mit ihm eine gemeinschaftliche Rotationsaxe hat. Solcher Gestalt sind die Gelenke zwischen der Ulna und der Trochlea des Oberarms (resp. zwischen Armbein und Vorderarm), ferner die Gelenke zwischen den Phalangen und das Kiefergelenk der Räuberthiere. Von dem einfachen Charniergelenk weicht das Sprunggelenk, das Gelenk zwischen Unterschenkel und Talus wesentlich ab. Bei diesem sind sämmtliche Durchschnittsebenen senkrecht auf die Drehungsaxe Kreise; zugleich mit der Drehung um die Rotationsaxe ist eine gegenseitige Verschiebung der Gelenkflächen in der Richtung der Axe möglich. Es ist daher einer Schraube gleich und wird auch als „Schraubengelenk" bezeichnet. Der Talus bildet den Abschnitt einer Schraube, die Gelenkfläche der Tibia den entsprechenden Abschnitt der Schraubenmutter, sodass der Talus sich gewissermassen in der Tibia aufschraubt.

Das Drehgelenk, Trochoides findet sich in Form des Zapfengelenks nur zwischen Atlas und Epistropheus. Um den Zahnfortsatz des letzteren und zwar um dessen Längsaxe kann sich der Atlas bis fast um 90° herumdrehen. Eine zweite Form des Drehgelenks bildet das Radio-Ulnargelenk, mittels dessen Pronation und Supination ausführbar ist. Nur den höher stehenden Thieren kommt Pro- und Supination zu, Pferd und Rind aber z. B. nicht. Im Allgemeinen sind die Thiere, welche ein Schlüsselbein haben, mit dem Vermögen der Pro- und Supination begabt. Auch bei vollkommen festgestelltem Oberarm kann, wie man sich leicht überzeugt, die Hand um fast 180° gedreht werden, sodass die vorher nach oben schauende Hohl-

hand nach unten gewendet wird, und diese Drehung der Hand ist bei jeder Stellung des Ellenbogens (bei ganz gebeugtem wie ganz gestrecktem) ausführbar. Das Radiusköpfchen dreht sich innerhalb des Lig. annulare, welches seinen Hals ringförmig umfasst. Denkt man sich vom Mittelpunkte des Radiusköpfchens eine Gerade nach dem unteren Ende der Ulna gezogen, so beschreibt der Radius um jene Gerade als Axe ein Stück eines Kegelmantels. Da hierbei das Radiusköpfchen sich innerhalb des Ringbandes an der kleinen halbmondförmigen Vertiefung (Circumferentia articularis) der Ulna, stets symmetrisch zur Axe des Kegels dreht und da dieses Stück rund ist, so bleibt das Gelenk zwischen Oberarm und Ulna unverrückt, gleichviel welches die Stellung des Radius ist.

Bei dem straffen Gelenk oder der Amphiarthrose sind die Gelenkflächen fast eben oder nur so schwach concav resp. convex, dass die mit einander durch straffe Bänder verbundenen Knochen sich nur wenig parallel den Gelenkflächen verschieben können. Solche Gelenke finden sich zwischen den kleinen Knochen der Handwurzel resp. Vorderfusswurzel.

In der Ruhestellung des Gelenks berühren sich die Gelenkflächen stets, und ebenso schleifen bei jeder Bewegung die Gelenkflächen genau auf einander und verlassen einander niemals. Diese stete und möglichst innige Berührung der einander zugekehrten Gelenkflächen wird durch gewisse Haftmechanismen erreicht, in erster Linie durch Bandapparate, und zwar findet man stets ein Kapselband und meist auch fibröse Bänder. Das Kapselband befestigt sich rings über den Rändern der Gelenkflächen und bildet mit den Gelenkenden ein abgeschlossenes Ganze.

Gelenkschmiere. Zwischen der Gelenkkapsel und den einander berührenden Gelenkflächen findet sich kein Hohlraum, sondern, indem das Kapselband allseitig eng anliegt, eine mehr weniger capillare Flüssigkeitsschicht, die Synovia oder Gelenkschmiere. Bei einem gesunden mittelgrossen Pferde konnte Colin unmittelbar nach dessen Tödtung aus den grossen Gelenken nur je 6 bis 8 Grm. Synovia sammeln.

Die Synovia ist das Product der inneren sammetartigen Schicht der Gelenkkapsel, der sog. Synovialhaut, einer serösen, mit kleinen dichtgedrängten Zotten besetzten und mit Plattenepithel überzogenen Membran, deren Epithelzellen der Abreibung und Abstossung anheimfallen. Die Synovia ist eine meist klare, leicht gelblich gefärbte Flüssigkeit von schleimiger fadenziehender Consistenz und alkalischer Reaction. Ihre Zusammensetzung und Menge hängt nach Frerichs wesentlich von dem Zustande der Ruhe und Bewegung der Gelenke ab.

Stallthiere und Neugeborene haben stets eine reichlichere Menge Synovia, die farblos verhältnissmässig dünn und arm an Mucin ist. Bei starker Bewegung ist die Menge der Synovia viel geringer, dafür ist sie dicklicher klebriger reicher an Mucin.

In 100 Theilen Synovia:	Beim neugeborenen Kalb.	Beim Stallochsen.	Beim auf die Weide getriebenen Ochsen.
Wasser	96,6	97,0	94,9
Feste Stoffe	3,4	3,0	5,1
Mucin	0,3	0,3	0,6
Eiweiss und Extractivstoffe	2,0	1,6	3,5
Salze	1,1	1,1	1,0

Wirkung des Luftdruckes auf die Gelenke. Da der minimale Binnenraum des Gelenks luftfrei ist und nur von der Gelenkschmiere ausgefüllt wird, so können wegen des von aussen wirkenden Luftdruckes die Gelenkenden sich nicht weiter von einander entfernen, als ihr flüssiger Inhalt es gestattet. Die Bedeutung des Luftdruckes für die Aneinanderpressung der Gelenkflächen haben zuerst die Gebr. Weber erkannt. Kennt man die Oberflächen der einander berührenden Gelenkenden, so lässt sich der Druck der Aussenluft auf das Gelenk leicht berechnen. Berechnet man so den Druck, der auf der Hüftgelenkpfanne des Menschen lastet, so findet man ihn gleich 12 Kgrm. Nun wiegt aber das Bein mit seiner ganzen Last an Knochen, Muskeln, Haut etc. auch etwa nur 12 Kgrm.; somit kann das Bein im Hüftgelenk allein schon durch den Luftdruck getragen werden. In der That kann man auch sämmtliche Muskeln und sämmtliche Bänder um das Hüftgelenk herum zerschneiden, ohne dass der Schenkelkopf aus der Pfanne herausfällt. Wird der elastische Knorpelring, der Limbus cartilagineus, der als Fortsetzung des Pfannenrandes den Schenkelkopf umschliesst, also die Pfanne gleichsam vertieft, gelüftet, sodass zwischen Pfannenrand und Schenkelkopf Luft eindringt, so fällt das Bein zuweilen heraus, unfehlbar, wenn man vom Becken aus die dünnste Stelle der Pfanne anbohrt, sodass Luft in das Gelenk eindringt. Stellt man diese Versuche unter der Luftpumpe an, so sieht man beim Evacuiren das Bein herausfallen, selbst wenn die Bänder vollkommen intact sind. Zu dem Luftdruck kommt nach Rose noch die Kraft der Adhäsion. Zwei vollkommen auf einander gepasste Flächen haften, zumal wenn sich eine capillare Schicht colloider Flüssigkeit zwischen ihnen befindet, sehr stark an einander. Das Gleiche trifft für die auf einander gepassten, nur durch eine dünne Schicht klebriger Synovia von einander getrennten Gelenkflächen zu. So kommt es, dass das Bein an unserer Hüfte hängt, ohne dass wir sein Gewicht fühlen, weil eben das ganze Bein von Luftdruck getragen wird und somit seine Muskeln und Bänder keinem fortwährenden Zug ausgesetzt sind. Vermöge des Luftdruckes wird nicht nur die Gelenkkapsel, sondern auch die über diese hinwegziehenden Weichtheile (Bänder, Muskel, Sehnen) gegen das Gelenk gedrängt, sodass in der Norm wenigstens eine eigentliche Gelenkhöhle

nicht existirt. Dass endlich vermöge der elastischen Zugkräfte der Skeletmuskeln, welche in einem über ihre natürliche Länge ausgedehnten Zustande an den Knochen befestigt sind, die Gelenkenden mit einer gewissen Kraft gegen einander gepresst werden, was offenbar zur Festigkeit der Gelenkverbindungen beiträgt, ist schon erwähnt worden (S. 304).

Gelenkbänder. Die fibrösen Bänder, welche an den meisten Gelenken vorkommen, dienen entweder zur Verstärkung der Gelenkkapsel, also zur Aneinanderpressung der Gelenkflächen und heissen dann „Hilfsbänder“ oder zur Beschränkung der Bewegungen in gewisser Richtung oder Extensität und heissen dann „Hemmungsbänder“. So verhindern z. B. die Seitenbänder am Ellbogengelenk das seitliche Ausweichen der Knochen, das Lig. ileofemorale die übermässige Streckung und Rotation des Oberschenkels nach aussen, das von der Pfannenwand zum Schenkelkopf ziehende Lig. teres bei gestrecktem Schenkel die Abduction. Ausser den Bändern wirken auch über das Gelenk hinziehende Muskeln und Fascien, insbesondere aber Vorsprünge an dem einen Knochen, welche in Vertiefungen des mit ihm verbundenen anderen Knochen passen, sog. Anschläge als Hemmungsvorrichtungen; so gibt im Ellbogengelenk der Proc. coronoides ein Hemmniss für die Hyperflexion, das Olecranon für die Hyperextension ab; das Acromion und der Proc. coracoides des Schulterblattes setzen den Bewegungen des Oberarms ein Maass.

Das Kiefergelenk der Omni- und Herbivoren, bei denen der Unterkiefer ausser von unten nach oben auch noch seitlich von rechts nach links und umgekehrt, endlich vor- und rückwärts gegen den Oberkiefer bewegt werden kann, besteht aus einem eiförmig gestalteten Gelenkkopf, der in eine entsprechende Aushöhlung des Schläfenbeins passt. Der Binnenraum der Gelenkkapsel wird durch einen in der Mitte dünneren, gegen den Rand dickeren Zwischenknorpel in zwei Hälften getheilt, sodass die Gelenkenden einander nicht direct berühren. Wird der Unterkiefer vorwärts oder rückwärts bewegt, so rückt der Gelenkkopf mit dem Zwischenknorpel aus der Gelenkhöhle nach dem Tuberculum articulare des Schläfenbeins vor und gleitet dann wieder in die Gelenkhöhle zurück. Beim Oeffnen und Schliessen, sowie bei seitlichen Bewegungen des Unterkiefers bleibt, wofern dieselben nicht übermässig sind, der Gelenkkopf in der Gelenkhöhle.

Im Kniegelenk ist die Gestalt der Gelenkenden keineswegs eine einfach cylindrische oder walzenförmige, wie in den typischen Charniergelenken, vielmehr eine spiralförmige. Eine Spirale ist eine krumme Linie, welche, indem sie sich um einen gegebenen Punkt, den Pol, herumbewegt, sich immer weiter von ihm entfernt. Gerade vom Pol des äusseren Condylus vom Oberschenkel begibt sich nach dem Wadenköpfchen das äussere Seitenband in Gestalt eines langen Stranges. An der inneren Seite des inneren Condylus vom Oberschenkel befindet sich auch ein Band, das innere Seitenband, das breiter ist als das äussere. Die untere Fläche der Condylen ruht nicht direct auf denen der Tibia auf, sondern es befinden sich zwischen den Gelenkflächen beider die beiden sichelförmigen Zwischengelenkknorpel eingeschaltet. Wird das Bein gestreckt, so wird das äussere Seitenband angespannt, indem immer grössere Abschnitte der Condylen des Oberschen-

kels, sog. Radiivectoren (entsprechend der zunehmenden Länge der Entfernung vom Pol, dem oberen Anheftungspunkte des Bandes bis zum Rande des Condylus) zwischen den oberen und unteren Ansatzpunkt des Bandes hineingepresst werden. Da das innere Seitenband noch breiter als das äussere ist, so wird bei der Streckung dieses noch stärker gespannt als das äussere. Infolge dieser Spannung der Seitenbänder ist bei gestrecktem Knie eine Drehung im Kniegelenk unmöglich. Bei der Beugung lockern sich wieder diese Bänder, sodass der Oberschenkel auf dem Unterschenkel schlottert. Dann kann auch Pronation und Supination des Unterschenkels stattfinden; Pronation ist diejenige Bewegung, durch welche die Fussspitze medianwärts gerichtet wird. Diese Drehung, welche nur bei gebeugtem Knie ausführbar ist, geschieht in der Weise, dass der äussere Condylus der Tibia um den innern nahezu einen Halbkreis beschreibt; die Kreuzbänder bewirken, dass auch bei dieser Rotation der Tibia die Condylen des Oberschenkels auf denen der Tibia gleiten und letztere nie verlassen. Das vordere Kreuzband verhindert ferner die Hyperflexion, das hintere die Hyperextension. Um den Unterschenkel zu beugen, wirken die Mm. semitendinosus, semimembranosus und biceps zusammen. Ist dies geschehen, so wird der Biceps Antagonist der erstgenannten, indem er supinirt, während jene proniren. Die Zwischengelenkknorpel vertheilen das Gewicht des Rumpfes und der Oberschenkel auf grössere Flächen, nach Ed. Weber ähnlich dem Kranz, welchen man auf den Kopf setzt, um mittels letzteren Lasten zu tragen; ausserdem bewirken sie, dass die Condylen des Femur sich auf denselben abwickeln, wie ein Wagenrad; endlich wird noch die seitliche Rollung durch sie gefördert.

Wirkung der Sehnen. Die meisten Muskeln setzen sich nicht direct an den Knochen an, sondern mittels Sehnen oder Aponeurosen. Die Sehnen, deren Fasern mit den geschlossenen Sarcolemmschläuchen durch eine Kittsubstanz ausserordentlich fest verbunden sind (S. 302), verschmälern sich meist mehr und mehr und setzen sich mit abgerundetem oder spitzem Ende an die Knochen an, oder sie strahlen flächenhaft aus; in letzterem Falle spricht man von Aponeurosen. Die Sehnen können mit den Zugsträngen der Anschirrung verglichen werden; selbst wenig dehnbar, vermitteln sie die Uebertragung des Muskelzugs auf weit von dem Muskel entfernte Knochen. Befestigt sich ein breiter Muskel mittels einer dünnen spitzen Sehne an den Knochen, so wird die sehr beträchtliche Zugkraft des Muskels gewissermassen auf einen Punkt des Knochens, den Anheftungspunkt der Sehne concentrirt. Anderseits wird durch die Aponeurosen bewirkt, dass die Kraft des Muskels gleichsam über eine grössere Fläche vertheilt wird.

Hebelwirkung der Muskeln. Die Knochen stellen in Bezug auf die an ihnen inserirenden Muskeln Hebel dar, deren Unterstützungs- oder Drehpunkt in dem Gelenk gelegen ist, in welchem die Bewegung erfolgt. Kraft und Last haben ihren Angriffspunkt auf derselben Seite vom Unterstützungspunkte. Der Angriffspunkt der Kraft ist der Insertionspunkt des betreffenden Muskels. Die Last ist durch die Schwere des zu bewegenden Gliedes und, wenn dieses noch eine äussere Last trägt, auch durch die Schwere dieser gegeben, also durch

den Widerstand, welcher bei der Bewegung des resp. Gliedes zu überwinden ist, der Angriffspunkt der Last liegt im Schwerpunkte des Gliedes (S. 342) bez. im gemeinsamen Schwerpunkte des Gliedes und der äusseren Last; je grösser letztere, desto mehr rückt der gemeinsame Schwerpunkt von der Mitte des Gliedes nach dem anderen Ende hin. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle stellen die Knochen einarmige Hebel vor und zwar sog. Wurfhebel, bei denen der Angriffspunkt der Kraft zwischen Drehpunkt und Angriffspunkt der Last liegt und zwar jenem erheblich näher als diesem.

Bekanntlich ist ein Hebel im Gleichgewicht, wenn die statischen Momente d. h. die Producte aus Kraft mal ihrer Entfernung vom Drehpunkte d. i. der Länge ihrer Hebelarme einander gleich sind. Nun wirkt die Kraft des Muskels auf einen dem Hypomochlion nahen Punkt, die Last auf einen vom Hypomochlion weit entfernten Punkt; es ist also der Hebelarm der Last um ein Vielfaches länger als der der Kraft, folglich muss auch, soll Gleichgewicht bestehen, die Kraft um dasselbe Vielfache grösser sein als die Last. So liegt z. B. der Drehpunkt des gegen den Oberarm zu beugenden Vorderarms im Ellenbogengelenk. Dicht dahinter greifen die Beuger des Vorderarms (M. biceps, brachialis int.) an, während die Last durch den Vorderarm und die Hand gebildet wird; der Hebelarm der Last ist hier etwa 5mal so lang als der der Kraft. Soll daher der Last das Gleichgewicht gehalten werden, so müssen die Beugemuskeln eine Kraft entfalten, welche 5mal so gross ist als die Last.

Daraus folgt, dass die Muskeln in der Regel mit grossem Kraftaufwande arbeiten. Allein dadurch, dass die Muskeln unfern des Drehpunktes angeheftet sind, also an einem sehr kurzen Hebelarme angreifen, ist erreicht, dass. wenn bei der Zusammenziehung des Muskels ihr Insertionspunkt am Knochen sich eben in Bewegung setzt, nur einen ganz kleinen Weg macht, das andere Knochenende, der lange Hebelarm, bereits eine beträchtliche Weggrösse zurücklegt; es verhalten sich die von der Kraft und der Last beschriebenen Weggrössen gerade so wie ihre Hebellängen. Die am kürzeren Hebelarme wirkende Kraft des Muskels wird also, wenn sie den Hebel in Bewegung versetzt, der am langen Hebelarme angreifenden Last eine im Verhältniss zu ihrer eigenen Bewegung grosse Geschwindigkeit ertheilen. Man nennt deshalb diese Hebel wohl auch Geschwindigkeitshebel. So genügt ein geringer Zug an den Beugern des Vorderarms, um den Vorderarm und die mit ihm verbundene Hand in grosse Geschwindigkeit zu versetzen, und von dieser Geschwindigkeit machen wir bei der Wurfbewegung Gebrauch, woher auch die Bezeichnung solcher Hebel als „Wurfhebel“ entlehnt ist. Die Geschwindigkeit, welche die Hand beim Steinwurf erlangen kann, ist 22 Mtr. in der Secunde.

Wie bekannt, kommt beim Hebel die Kraft nur dann zu ihrer vollen Wirkung, wenn sie rechtwinklig zur Richtung des Hebels angreift. Diese der Wirkung günstigste Anheftung der Muskeln unter einem rechten oder nahezu rechten Winkel findet sich nur verwirklicht in den Kaumuskeln, in den Beugern des Kopfes (Mm. recti capitis)

und in den Wadenmuskeln, welche an der Achillessehne inseriren; bei den Vierfüsslern auch im grossen Lendenmuskel (M. psoas major). Bei schiefer Insertion kommt nicht die vollständige Muskelkraft zur Verwendung, sondern nur der auf das zu bewegende Glied senkrechte Antheil der Kraft, der, wie bekannt, einfach zu finden ist. Es kann nämlich jede schief angreifende Kraft nach dem Parallelogramm der Kräfte zerlegt werden in einen der Richtung des zu bewegenden Knochens parallelen Antheil und einen darauf senkrechten, welch' letzterer für die Bewegung allein in Betracht kommt. Je spitzwinkliger die Richtung der Kraft ist, desto kleiner wird dieser die Bewegung bedingende Kraftantheil werden. Unter spitzem Winkel, also unter äusserst ungünstigen Bedingungen greift ein grosser Theil der Muskeln an, welche dem Knochen fast parallel laufen, und es liegt somit auf der Hand, dass hierin ein zweites wesentliches Moment für die ungünstige Verwendung der Muskelkräfte im Thierkörper gegeben ist. Indessen kommt dieser durch die spitzwinklige Insertion der Muskeln bedingte Kraftaufwand in seiner vollen Grösse nur in Betracht für den Beginn der Bewegung. Die Beugemuskeln setzen sich allerdings unter ganz spitzem Winkel an den Vorderarm an, aber in dem Maasse, als der Vorderarm gebeugt, dem Oberarm genähert wird, wird der Winkel, den die Muskeln mit dem Vorderarm bilden, immer grösser und dem entsprechend der Verlust an Muskelkraft immer kleiner. Somit ist die Wirkung der Beugemuskeln auf den halbgebeugten Vorderarm stärker als im Beginn der Beugung.

Bedeutung der Sesambeine und der Kniescheibe. Häufig setzen sich die Muskeln nicht direct an den Knochen an, sondern an Hervorragungen, Höcker, Tuberositäten des Knochens. Dadurch ist erreicht, dass anstatt der sonst spitzwinkligen Insertion nun eine solche von weniger spitzem Winkel und damit ein geringerer Verlust an Muskelkraft gegeben ist. Die spitzwinklige Richtung des Muskelzuges kann ferner dadurch vermindert sein, dass ein Muskel über eine Rolle geht, wie der M. digastricus maxill. inf. und der M. obliquus sup. des Auges, oder dass in den Verlauf seiner Sehne ein Sesambein eingeschaltet ist, welches nach Art einer festen Rolle, einer sog. Richtungsrolle wirkend die Sehne an den Knochen unter schiefem Winkel inseriren macht. Manche dieser Sesambeine wie das Olecranon und der Calcaneus verwachsen späterhin mit dem Knochen und wirken dann für die Richtung der daran inserirenden Muskel wie starke Knochenhöcker. Ebenso dient das mit der Sehne des M. quadriceps femoris verwachsene Sesambein, die Kniescheibe, wie Ed. Weber gezeigt hat, als Richtungsrolle. Ohne die Kniescheibe würde der M. quadriceps fast parallel zum Unterschenkel verlaufen und somit kaum eine andere Wirkung haben, als dass er den Unterschenkel an den Oberschenkel andrückte. Dadurch dass der Muskel aber über die Kniescheibe hinweggeht und mit ihr verwächst, tritt er schiefwinklig an die Tibia heran, und somit kommt der auf letztere senkrechte Antheil seiner Zugwirkung für die Hervorrufung der drehenden Bewegung zur Geltung.

Im Thierkörper kommen auch zweiarmige Hebel vor. Die Streckmuskeln (M. triceps) des Vorderarms greifen an einem zwei-

armigen Hebel an, dessen Drehpunkt im Ellbogengelenk liegt; das Olecranon ist der kurze Hebelarm der Kraft, der übrige Theil der Ulna der lange Hebelarm der Last. Also arbeiten auch diese Streckmuskeln mit beträchtlichem Kraftaufwande. Das Gleiche ist der Fall bei den Streckmuskeln des Fusses (den Plantarflexoren: M. gastrocnemius und soleus), welche sich an den Fersenhöcker ansetzen. Der Drehpunkt des Fusses liegt im Sprunggelenk; die Streckmuskeln greifen an dem dem Gelenk nahen Fersenhöcker, also an dem kurzen Hebelarm an, während der jenseits des Gelenks befindliche übrige Theil des Fusses der lange Hebelarm der Last ist. Doch kann unter gewissen Umständen der Fuss auch einen einarmigen Krafthebel bilden. Erheben wir uns auf der Fussspitze, wie z. B. beim Wippen, so bildet die Fussspitze den Drehpunkt des durch den erhobenen Fuss dargestellten Hebels, den die auf das Sprunggelenk wirkende Last des Körpers herabzudrücken sucht; dahinter am Fersenhöcker, also an dem längeren Hebelarm greifen die Streckmuskeln an, somit sind hier die Muskeln in einer für die Kraftersparniss sehr günstigen Weise angebracht. Diese Kraft brauchen die Zehengänger (Katzenthiere) stets beim Gehen.

Würden die Muskeln sich in der für die Kraftersparniss günstigsten Weise am Skelet ansetzen, also rechtwinklig oder nahezu rechtwinklig, so würden die Glieder massig, unförmlich werden. Die Schnelligkeit der Bewegungen und der schlanke Bau der Gliedmaassen ist der für die Anordnung der Muskeln bestimmende Factor und nicht das Streben nach möglichster Kraftersparniss.

Befestigung der Muskeln am Skelet. Wie schon früher erwähnt (S. 304), sind die Muskeln nicht in ihrer natürlichen Länge, sondern in einem etwas ausgedehnten Zustande am Skelet befestigt und üben daher gleich gespannten Saiten einen elastischen Zug auf die Knochen, an die sie sich anheften. Durch diese Straffheit der Muskeln ist eine Kraftersparniss erreicht, insofern bei der Zusammenziehung sonst ein Theil der Kraft dazu aufgewendet werden müsste, um die schlaffen Muskeln so weit zu spannen, dass der Zug des sich verkürzenden Muskels direct auf den Knochen übertragen werden kann. Es ist dadurch aber noch ein anderer Vortheil erreicht. Contrahirt man z. B. die Beuger eines Gliedes, so werden in dem Maasse, als die Beugung des Gliedes zunimmt, die schon in der Ruhelage des Gliedes etwas gedehnten Streckmuskeln noch stärker gedehnt und gespannt; es wird so eine beträchtliche elastische Kraft hier aufgespeichert, die im Augenblick, wo die Contraction der Beugemuskeln nachlässt, zur Wirkung kommt, die erschlafften Beugemuskeln auf's schnellste zu ihrer früheren Länge und zugleich das Glied in die Ruhestellung zurückführt. Dadurch dass die Streckmuskeln ihrer Masse nach vor den Beugern bevorzugt sind, ist erreicht, dass durch die elastische Spannung der ein wenig gedehnten Strecker die Glieder auch ohne Aufwendung von Muskelkraft in einem gestreckten Zustand erhalten werden, ein Punkt, der für die Mechanik des Stehens, wie wir sehen werden, von wesentlicher Bedeutung ist.

Auch die Muskeln, welche nicht zwischen Knochen ausgespannt sind, deren Sehnen sich vielmehr am Weichgebilde ansetzen, wie die Muskeln des Gesichts, üben auf einander eine geringe, gegenseitige Spannung, vermöge deren die Weichtheile in einer bestimmten Gleichgewichtslage erhalten werden, wie dies z. B. bei der Mundspalte der Fall ist, welche infolge der gleichmässigen elastischen Spannung des rechten und linken Mundwinkelhebers (M. levator anguli oris) symmetrisch, gerade steht. Ist der Muskel der einen Seite gelähmt, so stellt sich die Mundspalte infolge des Zuges seitens des anderen functionsfähigen Muskels schief, sodass auf Seite des letzteren der Mundwinkel höher steht.

Hub und Kraft des Muskels. Da der Hub des Muskels von seiner Länge, die Kraft aber von der Anzahl seiner Fasern, also von dem Querschnitte des Muskels (senkrecht auf die Faserrichtung gemessen) abhängig ist (S. 313), so wird ein langer und dünner Muskel wie der Sartorius bei kleiner Kraft eines grossen Hubes fähig sein, der für die oberflächliche Betrachtung ungefähr gleich lange und dicke, aber aus zahlreicheren und kürzeren Fasern zusammengesetzte Peroneus longus bei kleinem Hube eine grosse Kraft entwickeln können. Für die Kraftentwicklung eines Muskels, worauf es bei den Bewegungen in erster Linie ankommt, ist die Grösse des Muskelquerschnittes das einzig und allein bestimmende Moment.

So lange es sich um Bewegungen in einer Ebene, wie bei den durch ein Charniergelenk verbundenen Knochen handelt, ist die Wirkungsweise der Muskeln einfach verständlich. Bei einer Arthrodie z. B. im Hüftgelenk, wo Bewegungen um drei Axen stattfinden, einmal um die frontale (Beugung und Streckung), dann um die sagittale (Ab- und Adduction), endlich um die verticale (Rotation nach innen und aussen) ist die Bestimmung, welche Muskeln bei den einzelnen Bewegungen in's Spiel kommen, schon eine viel schwierigere. Nicht selten ist die Anordnung der Muskeln derartig, dass sie gleichzeitig rotiren und beugen oder rotiren und abduciren. In der Regel sind für eine jede Bewegung mehrere Muskeln vorhanden, und zwar findet sich meist eine Verdopplung der Muskelgruppen; so für die Aufwärtsbewegung des Unterkiefers der Masseter und der Temporalis, für die Beugung des Vorderarms der Biceps und Brachialis internus, für die Plantarflexion der Gastrocnemius und der Soleus u. s. w. Gewöhnlich überspringt ein Muskel nur ein Gelenk wie der Brachialis und der Soleus, daneben findet sich zuweilen zu seiner Unterstützung je ein Muskel, welcher zwei Gelenke überspringt, wie der Biceps brachii und der Gastrocnemius. Man nennt Muskeln, deren Wirkung einander entgegengesetzt ist, Antagonisten und solche, welche die gleiche Wirkung ausüben, Synergeten. Doch kommt es vor, dass Muskeln, die für gewöhnlich Antagonisten sind, wie das Zwerchfell und die Bauchmuskeln, bei einer bestimmten Form der Bewegung mit einander zusammenwirken, wie die genannten bei der Wirkung der Bauchpresse (S. 93). Analog verhält es sich bei den Beugern des Unterschenkels, welche Anta-

gonisten werden, sobald der gebeugte Unterschenkel pronirt oder supinirt werden soll (S. 337).

Bewegungen, bei denen eine Anzahl Muskeln systematisch zur Erreichung eines bestimmten Zweckes zusammenwirken, nennt man coordinirte Bewegungen, und unter diesen stehen obenan diejenigen, durch welche die Thiere ihre Stellung im Raume verändern:

Die Ortsbewegungen.

Das Wesentliche der Ortsbewegungen besteht in der Bewegung des Schwerpunktes des betreffenden Körpers. Unter Schwerpunkt versteht man bekanntlich denjenigen Punkt, in welchem man sich das Gewicht sämmtlicher materieller Theilchen eines Körpers so vereinigt denken kann, dass bei Unterstützung dieses Punktes der Körper selbst unterstützt ist und ruht. Es ist dabei die Masse des Körpers so vertheilt, dass alle seine Theile ringsherum im Gleichgewicht sind, daher der Schwerpunkt auch Mittelpunkt der Masse heisst. Bei allen regelmässigen Körpern fällt der Schwerpunkt mit dem mathematischen Mittelpunkte zusammen, bei unregelmässigen Körpern liegt der Schwerpunkt in der Nähe desjenigen Theiles, an welchem die meiste Masse sich befindet. Da der Schwerpunkt in der Regel im Innern der Körper liegt, so kann er nicht unmittelbar unterstützt werden. Der Schwerpunkt erscheint jedoch unterstützt, so lange noch ein aus demselben gefälltes Loth, die Schwerlinie innerhalb der Grundfläche fällt, mit welcher der Körper den Boden berührt, oder innerhalb der Fläche, welche durch Umschreibung der Unterstützungspunkte desselben erhalten wird und Unterstützungsfläche heisst. Und zwar steht ein Körper um so fester, je grösser seine Unterstützungsfläche ist und je näher dieser der Schwerpunkt liegt. Liegt der Schwerpunkt eines Körpers über seiner Unterstützungsfläche, so muss der Körper, aus seiner Lage gebracht, fallen, weil nun sein Schwerpunkt sinkt; man nennt deshalb diesen Zustand den des labilen oder unsicheren Gleichgewichtes.

Das Stehen ist das Balanciren des Schwerpunktes in einem meist labilen Gleichgewicht oder diejenige Stellung des ganzen Körpers, bei welcher der Schwerpunkt dauernd senkrecht über der Unterstützungsfläche erhalten wird, welche durch die auf dem Boden aufstehenden Füsse umschrieben ist. Wir betrachten die Mechanik des Stehens bei Zweifüsslern und Vierfüsslern gesondert.

Schwerpunkt und Stehen des Menschen. Nach den Untersuchungen von Ed. Weber liegt der Schwerpunkt des menschlichen Körpers im kleinen Becken etwa $1^1/_2$ Mm. vor dem Promontorium des Kreuzbeins (2. Kreuzbeinwirbel). Beim aufrechten Stehen des Menschen werden die Füsse nach auswärts gestellt, die Knice möglichst gestreckt „durchgedrückt", die Oberschenkel nach aussen rotirt, das Becken und der Rumpf etwas nach hinten geneigt, die Arme herunterhängen gelassen Es wird also bei ge-

streckten Schenkeln der Körper ganz allein von den Fusssohlen oder besser von den beiden Fussgewölben getragen, da die Fusssohle nur mit drei Punkten: dem Fersenhöcker, dem Höcker des fünften und dem Köpfchen des ersten Metatarsalknochens den Boden berührt. Bei dieser Stellung berühren einander die Fersen, die Fussspitzen sind auswärts gestellt, sodass die Füsse einen Winkel von fast 50° bilden; hierdurch ist die Unterstützungsfläche des Körpers vergrössert, also die Erhaltung des Gleichgewichtes sicherer gemacht. Die einander parallel gestellten Axen der Tibia bekommen durch die Auswärtsstellung der Beine eine solche Lage, dass beide Hüftgelenke nicht gleichzeitig steif zu werden brauchen, sondern es, um den Schwerpunkt zu erhalten, genügt, sich in eine Hüfte zu legen. Dadurch dass bei Streckung der Beine immer grössere Abschnitte der Condylen des Oberschenkels (Radiivectoren, S. 337) zwischen die oberen und unteren Ansatzpunkte der Ligg. lateralia genu hineingepresst werden, entsteht eine solche Reibung zwischen den Condylen des Femur und der Tibia, dass die beiden Abtheilungen der unteren Extremität zu einem einzigen steifen Stück werden. Von den Hüftgelenken ist der gemeinsame Schwerpunkt des Rumpfes, Kopfes und der oberen Extremitäten zu tragen; da dieser nach Weber hinter die Verbindungslinie beider Hüftgelenke fällt, so würde der Oberkörper nach hinten überfallen. Dies wird durch Hemmungsbänder (S. 336) verhindert, nämlich dadurch, dass bei nach aussen rotirten Oberschenkeln die Ligg. ileofemoralia sup. (und damit auch das äussere Blatt der Fascia lata) stark gespannt werden. Das seitliche Ueberfallen des Rumpfes im Hüftgelenk verhindert das bei gestreckten Schenkeln gespannte Lig. teres. Dann wird auf dem mit dem Becken durch Synchondrosen verbundenen Kreuzbein Wirbel auf Wirbel aufgebaut, sodass ein Wirbel immer den darüber gelegenen trägt, und endlich auf dem Atlas der Kopf selbst balancirt. Nach Weber können noch nach Durchschneidung sämmtlicher Muskeln und Bänder zwischen den Halswirbeln und dem Schädel die Condylen des Hinterhauptes auf den Gelenkflächen des Atlas balanciren. Es ist also eigentlich keine erhebliche Muskelaction nöthig, um den Körper des Menschen — vorausgesetzt, dass die Lage der Glieder zu einander keine Veränderung erfährt — aufrecht zu erhalten. Muskelaction ist nur erforderlich, um kleine geringfügige Veränderungen der Glieder gegen einander auszugleichen, welche von Zeit zu Zeit erfolgen, und vermöge deren wir, weil dadurch der gemeinsame Schwerpunkt verändert wird, das Gleichgewicht verlieren, umfallen würden. Für diese Correctionen kommt uns die erstaunliche Feinheit unseres Muskelgefühls und Tastsinnes, insoweit die Empfindlichkeit der Fusssohlen hierbei mitspielt, sehr wesentlich zu Hilfe. Wollen wir noch fester stehen, so stellen wir die Beine weit auseinander, wir spreizen die Beine, wie dies die Seeleute und Fechter thun, und vergrössern dadurch die Unterstützungsfläche.

Ed. Weber bestimmte die Lage des Schwerpunktes in folgender Weise: Ein langes Brett wurde horizontal auf die Kante eines verticalen Brettes so auf-

gelegt, dass es darauf balancirte, und ruhte mit dem einen Ende auf einem dreieckigen Balken auf. Auf dieses Brett legte sich mit dem Rücken der Länge nach eine lebende Person und schob sich, die Füsse voraus, gewissermassen wurmförmig das Brett entlang fort, bis das nicht unterstützte Brettende eben zu kippen begann. Nunmehr ist der Schwerpunkt des ganzen Körpers ein klein wenig über die Drehungsaxe des Brettes hinausgerückt. Der Abstand der Ferse von der Drehungsaxe wird nun gemessen und alsdann der Versuch in umgekehrter Richtung wiederholt, wobei die Person sich mit dem Kopf voraus das Brett entlang fortschiebt, sodass man auf diese Weise den Abstand des Scheitels von der Drehungsaxe bestimmt. So ergibt sich die verticale Schwerpunktsebene bei liegendem Körper. Nimmt man ausserdem noch hinzu, dass wegen der bilateral symmetrischen Anordnung des Körpers der Schwerpunkt in der Medianebene liegen muss, so ergibt die Linie, in welcher sich die verticale und mediane Schwerpunktsebene schneidet, die Lage des Schwerpunktes.

Je grösser die Empfindlichkeit der Fusssohlen ist, desto sicherer steht man. Vierordt brachte auf dem Scheitel eines Menschen eine nach oben gerichtete feine Schreibfeder an, über deren freies Ende eine berusste Papierfläche horizontal ausgespannt war. Die beim Stehen erfolgenden Schwankungen des Körpers bez. Kopfes wurden so in Form einer geschlossenen Curve verzeichnet, deren Durchmesser um so kleiner war, je fester der Mensch stand. Wurde nun durch Einbringen der Füsse in eiskaltes Wasser oder Einreiben derselben mit Chloroform die Empfindlichkeit der Sohlen herabgesetzt, so wurden die Schwankungen grösser, und dem entsprechend nahm der Durchmesser der aufgezeichneten Curven beträchtlich zu.

Schwerpunkt und Stehen der Vierfüssler. Bei diesen stützen die Gliedmaassen gleichsam wie vier Säulen den Schwerpunkt des Körpers. Es ist also die Unterstützungsfläche des Körpers ein langgestrecktes schmales Viereck, ein Parallelogramm, dessen Ecken durch die auf dem Boden aufstehenden Füsse gebildet werden und das 3—4mal so lang als breit ist. Entsprechend der grösseren Unterstützungsfläche stehen die Vierfüssler fester als die Zweifüssler. Bei den grossen Vierfüsslern (Pferd, Rind u. A.) liegt der gemeinsame Schwerpunkt in demjenigen Theil, in welchem sich die meiste Masse befindet, also im Rumpf, und zwar wird er infolge des Gewichtes des darüber hinausragenden Halses und Kopfes über die Mitte des Rumpfes hinaus in dessen vorderen Abschnitt und wegen des Gewichtes der darunter befindlichen Gliedmaassen näher der Bauchfläche als der Rückenfläche des Rumpfes verlegt. Nach Colin liegt die Frontalebene, innerhalb deren der Schwerpunkt des Pferdes anzunehmen ist, dicht hinter dem Schwertfortsatz des Brustbeins, die Horizontalebene ist etwa durch das Ende des zweiten Drittels des sternovertebralen Durchmessers zu legen. Da wo diese beiden Ebenen sich mit der Medianebene schneiden, liegt der Schwerpunkt. Bei kleineren Vierfüsslern, so bei dem Hund liegt der Schwerpunkt noch etwas mehr nach vorn. Das schwere Gewicht des Rumpfes, welches auf den Gliedmaassen lastet, würde, da letztere aus gegen einander beweglichen Knochen bestehen, eine Verkleinerung der Winkel zwischen

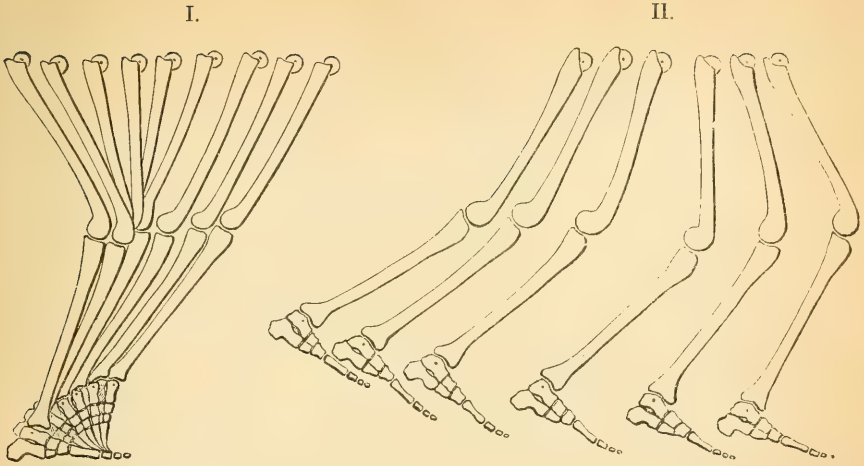
den einzelnen Knochen bewirken d. h. das Thier würde zusammenknicken. Es muss diesem Zusammenknicken also durch Thätigkeit von Muskeln oder anderer sich spannender Apparate entgegengewirkt werden. Während die Hinterbeine direct mit dem Rumpf in Verbindung stehen, hängen die Vorderbeine und das Schulterblatt nur durch Muskeln und sehnige Apparate am Rumpf. Es fragt sich daher, wodurch wird der Rumpf getragen? Die Mm. cucullares, levatores scapulae, rhomboidei sind stark gespannt und dadurch die Schulterblätter festgestellt. An den Mm. serrati antici majores hängt der Rumpf wie in einer Schwebe, sodass er sich gegen die Schulterblätter nicht verschieben kann. Ausserdem wirken beim Stehen die Strecker sämmtlicher Gelenke mit. Die Zehen werden durch die Last durchgedrückt und gestreckt, es treten deshalb die Zehenbeuger in Wirksamkeit. Bei den hinteren Extremitäten sind die Verhältnisse dadurch andere, dass die einzelnen Knochen nicht wie die der Vorderextremität vertical übereinander gestellt sind. Alle Hausthiere, die gleich zu besprechenden Einhufer (Pferd, Esel) ausgenommen, bedürfen somit zum Stehen der Muskelthätigkeit; daher ermüdet das Stehen sehr und deshalb legen sich die Thiere nieder. Bei ihnen werden die Winkel zwischen den einzelnen Knochen mehr durch Contraction bezw. durch Anspannung von Muskeln festgestellt. Die Ermüdung wird einigermassen dadurch hintangehalten, dass die Streckmuskeln, welche für das Stehen in erster Linie in Anspruch genommen sind, an Masse über die Beuger überwiegen (S. 340), daher eine Abwechselung der Muskeln ermöglicht ist. Ausserdem wird die Muskelkraft theils unterstützt, theils sogar ersetzt durch Spannung der Fascien und durch die elastischen Bänder der Zehen bei den Vierfüsslern, so das Fesselband, welches bei jungen Thieren und bei den Carnivoren zum Theil ein Muskel ist und der Verkleinerung des Winkels vom Fesselgelenk unter der Körperlast entgegenwirkt. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Einhufern. Während bei den übrigen Hausthieren es eigentliche (fleischige) Muskeln sind, welche die Winkel feststellen, werden bei den Einhufern durch Bänder, Sehnen und sehnige Muskeln (so z. B. der Kronbeinbeuger, der sehnige Theil des Schienbeinbeugers u. A.) die Winkel der Knochen festgestellt. Daher ermüdet das Stehen die Pferde nicht wesentlich, sodass viele Pferde auch stehend (ohne sich zu legen) schlafen. Das ruhig stehende Pferd steht auf beiden Vorder- und nur einem Hinterbein, während das andere Hinterbein leicht gebeugt ist und nur die Spitze des Hufes den Boden berührt, „schildert"; nach einiger Zeit wird mit dem Hinterbein abgewechselt. Der Haupttheil der Last wird von den Vorderbeinen getragen — liegen diese ja auch dem Schwerpunkte des Körpers näher als die Hinterbeine —, und zwar sind sie mit $^1/_5$ des Körpers mehr belastet als die Hinterbeine, bei vorgestrecktem Kopfe sogar mit $^1/_3$. Der Reiter lastet mit $^2/_3$ seines Gewichtes auf den vorderen und nur mit $^1/_3$ auf den hinteren Gliedmaassen des Thieres und, wenn er den Oberkörper nach vorn neigt, auf dem Hintertheil des Thieres sogar nur mit $^1/_5$ seines Gewichtes. Zum Tragen des

Halses und des Kopfes bedarf es gleichfalls der Muskelthätigkeit; ihr kommt die Elasticität des starken Nackenbandes wesentlich zu Hilfe.

Als in den Versuchen von Baucher (in Paris) ein normal gebautes Pferd von 384 Kgrm. Gewicht mit der Vorhand (den beiden Vorderbeinen) und mit der Hinterhand (den Hinterbeinen) auf je eine Wage gestellt wurde, zeigte sich, dass auf der Vorhand 210, auf der Hinterhand aber nur 174 Kgrm. lasteten. Hieraus erklärt sich die Neigung des Pferdes, nach vorn zu stürzen. Biegt man den Kopf des Pferdes nach vorn, sodass die Nasenspitze des Thieres bis auf den Bug kommt, dann ist die Vorhand mit 218 Kgrm., also um $^1/_3$ mehr belastet als die Hinterhand. Nimmt man jedoch mittels der Zügel den Kopf zurück, sodass die Nasenspitze bis zur Höhe des Widerristes erhoben wird, dann lasten auf der Vorhand 200 Kgrm., also nur $^1/_{17}$ mehr als auf der Hinterhand. Durch Hochnehmen des Pferdes wird also ein bedeutendes Gewicht nach hinten verlegt und somit die Gefahr des Stürzens verringert. — Bei schulgerechtem Stand des Pferdes, das mit dem Reiter zusammen 448 Kgrm. wog, lagen auf der Vorhand 251 Kgrm., also über $^1/_3$ mehr als auf der Hinterhand. Durch Rückwärtsneigen des Körpers brachte der Reiter 10 Kgrm. und durch Anziehen des Zaumes weitere 8 Kgrm. nach hinten, sodass beim Pariren des Pferdes auf der Vorhand nur 233 Kgrm., also nur $^1/_{12}$ mehr lastete als auf der Hinterhand.

Gehbewegung des Menschen. Bei jeder Ortsbewegung der Thiere wird der Schwerpunkt ihres Körpers verschoben. Sobald der Schwerpunkt eines Körpers in Bewegung gesetzt ist, bleibt er Dank dem Beharrungsvermögen in Bewegung, bis diese vernichtet d. h. durch die zu überwindenden Widerstände aufgehoben wird. Hemmungen für die Bewegung des Thierkörpers bilden die Reibung, der Luftwiderstand u. A. m. Zum Zweck der Analyse der einfachen Vorwärtsbewegung des Rumpfes empfiehlt sich zunächst die Betrachtung der Bewegung des Zweifüsslers, der Gehbewegungen des Menschen, weil hier die Verhältnisse sich noch am leichtesten übersehen lassen, und zwar sehen wir dabei vom Anfang der Gehbewegungen, dem ersten Anschreiten, wodurch der ruhende Körper zuerst in Bewegung gesetzt wird, ab; wir betrachten vielmehr den bereits im Gehen begriffenen Menschen. Beim Gehen wird der Schwerpunkt des Körpers durch die abwechselnde Thätigkeit beider Beine in horizontaler Richtung vorwärts bewegt. Der Körper ruht dabei nur auf einem Bein, „dem Stützbein oder Stossbein", während das andere „das Hangbein" an ersterem vorbeischwingt. Das Stützbein erfüllt nicht allein den Zweck, den Schwerpunkt zu unterstützen, sondern ertheilt ihm auch eine Propulsivkraft. Das Stützbein (Fig. 29, I) befindet sich in dem Momente, wo es auf den Boden niederkommt (Abbildung I zu äusserst links), in leicht gebogener Lage und verlässt, mittels Abwickelns der Fusssohle, den Boden, welchen es zuletzt nur noch mit dem Grosszehenballen berührt, in dem Momente, wo es völlig gerade gestreckt ist (Abbildung I zu äusserst rechts); durch die Last des Rumpfes, welcher bereits eine Propulsion nach vorn hat, wird das Stützbein um den Stützpunkt des Fusses als Drehpunkt nach vorn gedreht, dabei aber durch die Thätigkeit der Streckmuskeln in demselben

Fig. 29.



nach Gebr. Weber.

Maasse verlängert, als es aus der verticalen Lage in die schräge übergeht, sodass der den Rumpf tragende Oberschenkelkopf, anstatt einen Bogen nach vorn und unten zu beschreiben, in horizontaler Richtung nach vorn rückt. Nachdem durch das auf's Aeusserste gestreckte Bein der Stoss zu Stande gekommen ist, erfolgt eine kleine Beugung im Hüftgelenk, dadurch wird dieses Bein zu kurz und übernimmt nun die Rolle des Hangbeins. Vom Boden abgelöst, hängt es ohne jede Muskelwirkung am Rumpf und muss nach Art eines Pendels, dessen Aufhängepunkt in der Pfanne liegt, nach vorwärts schwingen (Fig. 29, II). Ist dann das pendelnde Bein übergegangen in die Stellung von hinten und oben nach vorn und unten, so benutzen wir unsere Strecker und kommen, indem sich das Bein wieder verlängert, auf den Boden an. Nun ist das Hangbein wieder zum Stützbein geworden. Zur Zeit, wo das eine Bein stösst, ist das andere Bein in Ruhe. In dem Momente, wo das Stützbein den grössten Grad der Streckung erreicht hat, also durch weitere Streckung das Sinken des Schenkelkopfes und des Rumpfes nicht mehr verhindern kann, schwingt das andere Bein vor, tritt in die Stelle des Stützbeins ein und beugt dem drohenden Fall vor. Indem nun, während das eine Bein in Ruhe ist, der Schwerpunkt durch das andere, das Stützbein vorwärts geschoben wird, ändert sich der Aufhängepunkt des ruhenden Beins, und infolge dessen muss auch dieses nach Art eines Pendels vorwärts schwingen. Es ist also zu unterscheiden einmal die Zeit, in welcher das Stützbein unverändert an seinem Fusspunkte verharrt, aber an seinem Aufhängepunkte eine Progressivbewegung erfährt (I), und eine andere Zeit (II), wo für dieses Bein der Aufhängepunkt feststeht, wo das Bein losgelöst ist und nun einen Bogen nach vorn beschreibt.

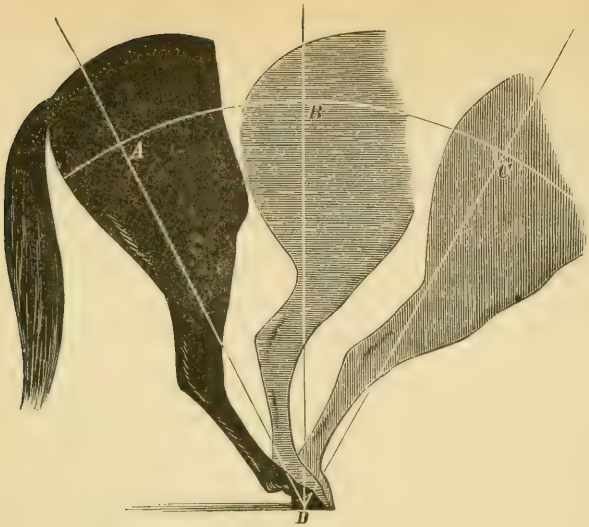
Jedes Bein ist abwechselnd Stossbein und Hangbein. Auch der Aufhängepunkt des Hangbeins behält seinen Platz nicht. Auch er wird vorwärts geschoben, sodass das Schwingen statthat, während der Aufhängepunkt selbst sich nach vorn bewegt. Es beruht dies darauf, dass der Schwerpunkt des Körpers durch die abwechselnden Stösse seitens der alternirenden Beine ständig in Bewegung erhalten wird. Den Zeitraum vom Niederkommen bis zum Ablösen des Beins vom Boden nennt Weber die active Phase des Beins, den der Pendelschwingung seine passive Phase. Die Dauer eines Schrittes umfasst den Zeitraum, der zwischen dem Aufsetzen des einen und des anderen Beins auf den Boden gelegen ist. Dass die Schwingung des Hangbeins in der That nur unter dem Einfluss der Schwere nach den Pendelgesetzen, ohne jede Muskelthätigkeit vor sich geht, ergibt sich daraus, dass die Schwingungszeit gleichlanger lebender und todter Beine nach Weber übereinstimmt.

Beim Gehen gibt es zwei Zeitabschnitte, während deren beide Beine auf dem Boden aufstehen, und nur ein einziger Zeitabschnitt, in welchem ein Bein aufsteht, und zwar ein Bein mit dem andern alternirend. Beim gravitätischen Schritt dauern jene beiden Zeitabschnitte länger, bei dem Eilschritt dagegen der, in welchem nur ein Bein aufsteht. Beim Gehen tragen wir den Oberkörper nach vorn geneigt, sodass der Schwerpunkt dauernd ein wenig vor der Verticalebene, in welcher die Drehungsaxe der Schenkelköpfe liegt, erhalten wird. Je mehr der Rumpf nach vorn gebeugt ist, desto mehr fällt der Schwerpunkt des Rumpfes, der in der Brustgegend liegt, in die Verlängerung des Stützbeins, desto stärker wird also die Propulsion nach vorn erfolgen. Daher legen wir uns auch beim schnellen Gehen mehr vorwärts als beim langsamen Gehen. Beim schnellen Gehen machen wir eine grössere Anzahl von Schritten in der Zeiteinheit, die Dauer des Schrittes wird daher eine kleinere sein. Die Schritte werden ferner um so grösser, je schneller sie werden, sodass beim schnellen Gehen die Geschwindigkeit der Bewegung nicht nur infolge der grösseren Schrittzahl in der Zeiteinheit, sondern auch der grösseren Schrittweite zunimmt. Soll der Schritt grösser d. i. weiter werden, so muss der Schwerpunkt oder, was äusserlich sichtbar ist, die Trochanteren tiefer getragen werden. Das Hangbein wird somit in ein kürzeres Pendel verwandelt und schwingt schneller, mithin wird die Schrittzahl zunehmen.

Die seitlichen Schwankungen des Körpers bei den Progressivbewegungen, welche die Folge davon sind, dass das Stützbein auf der einen Seite des Schwerpunktes angreift, werden durch die Bewegungen der Arme ausgeglichen. Wenn das linke Stützbein dem linken Theil des Rumpfes eine grössere Geschwindigkeit ertheilt, als dem rechten, so schwingt der rechte Arm vor und verlegt so den Schwerpunkt wieder in die Mitte. Das allmälige Abwickeln der Sohle von der Ferse nach den Zehen (Fig. 29, I) dient dazu, die Zeit zu verlängern, während deren das Stützbein den Boden berührt.

Gehbewegungen der Vierfüssler. Da der Körperschwerpunkt derselben vor die Mitte des Rumpfes fällt (S. 344), kann eine Verschiebung des Schwerpunktes nur eintreten durch eine Kraft, welche von den hinteren Extremitäten auf den Rumpf wirksam ist. Während die Vorderbeine nur den Rumpf stützen, haben die Hinterbeine ausserdem noch die Aufgabe, den Schwerpunkt des Körpers nach vorn zu schieben. Sie sind hierfür besonders geeignet einmal durch die Winkelstellung der das Hinterbein zusammensetzenden Glieder, insofern bei der Thätigkeit der Streckmuskeln das auf dem Boden aufstehende Hinterbein beträchtlich verlängert wird, sodann durch ihre ausserordentlich kräftig entwickelten Streckmuskeln. Ist der Boden fest, sodass er seinerseits dem auf ihm sich stützenden Hinterbein sich nicht nach unten zu verlängern gestattet, so wird der mit dem oberen Ende desselben verbundene Rumpf nach vorwärts geschoben und zwar um so weiter vorwärts, je schiefer das Hinterbein zum Rumpf gestellt ist. Dieselbe Extremität, welche beim Beginn des Abstosses seitens des Hinterbeins sich hinten befand, wird nach vorn bewegt, um den fallenden Rumpf zu unterstützen, und auf den Boden aufgesetzt, genau so wie dies beim Hangbein des gehenden Menschen der Fall ist, welches unmittelbar nach dem Abstoss des Stützbeins vorschwingt und nun seinerseits die Rolle des Stützbeins übernimmt, während das vom Boden abgelöste Stützbein nun zum Hangbein wird. In dem Moment, wo die Gliedmaassen aufgesetzt werden, erleiden sie durch das Auffallen der Körperlast eine Erschütterung. Bei den Widerkäuern weichen durch das Fallen auf die aufgesetzten Beine die Zehen aus einander. Die Kraft des Stosses bis zum Rumpf hin wird an den Hinterbeinen durch die schiefe Uebereinanderlagerung der Extremitäten, durch die Winkel, welche die einzelnen Knochen mit einander bilden, gebrochen, an der vorderen Extremität durch die Weichtheile (Muskeln und Fascien), welche die alleinige Verbindung zwischen der Vorderextremität und dem Rumpf herstellen. Ebenso dienen die überknorpelten Gelenkflächen dazu, den Stoss abzuschwächen, ferner das grosse Fettpolster an den Sohlen der Sohlengänger, an den Zehenballen der Zehengänger, an dem Strahlenkissen der Hufthiere u. A. Bei den Vierfüsslern alterniren regelmässig zwei Beine: auf ein Hinterbein folgt ein Vorderbein und erst dann wieder ein Hinterbein. Es werden beim Schritt z. B. der Reihe nach aufgesetzt: Rechtes Vorderbein, linkes Hinterbein, linkes Vorderbein, rechtes Hinterbein. Beginnen wir mit der Betrachtung des Momentes, in welchem ein Hinterfuss nach der Vollführung seiner Pendelschwingung auf den Boden niederkommt; dann ist er schief von hinten und oben nach vorn und unten gerichtet (wie A D, Fig. 30). Da der Schwerpunkt infolge der ihm zuvor ertheilten Propulsion in der Vorwärtsbewegung verharrt, so beschreibt das Bein mit dem Rumpf um den aufstehenden Huf als Drehpunkt einen Kreisbogen, macht eine Pendelschwingung, durch die er zunächst in die Verticale gelangt, wie B D, dann in die Lage C D, so dass er schräg von oben

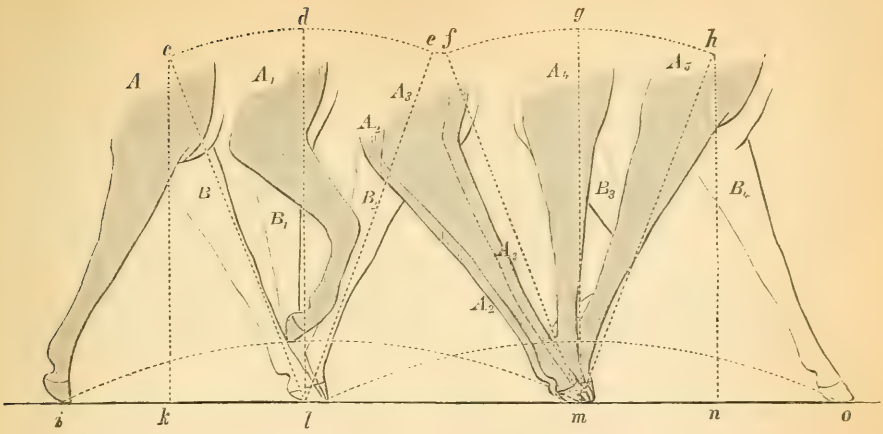
Fig. 30.



Das stützende und abstossende Hinterbein des Pferdes.

und vorn nach hinten und unten steht und nun durch eine energische Zusammenziehung der Streckmuskeln sich kraftvoll abstösst. Darauf folgt eine kleine Beugung, durch welche die nun etwas verkürzte Extremität sich vom Boden loslöst und, da sie sich nicht vertical, sondern schief hinter ihrem Aufhängepunkte im Hüftgelenk befindet, als Pendel nach vorwärts schwingen muss. In der Zeit, während das Hinterbein seine Schwingung ausführt, schwingt gleichzeitig das Vorderbein der abgestossenen Seite. Die Bewegung des Vorderbeins muss beginnen, sobald das abstossende Hinterbein etwa in die verticale Stellung (B D, Fig. 30) gelangt ist. Durch die Vorwärtsbewegung des Rumpfes seitens des abstossenden Hinterbeins wird der Aufhängepunkt des Vorderbeins verändert, dadurch kommt das Vorderbein in die Stellung von vorn und oben nach hinten und unten (Fig. 31, A) und braucht dann nur vom Boden abgehoben zu werden, um in der Richtung, in welcher der Rumpf schwingt, nach vorn sich zu bewegen, ist also in der verticalen (Fig. 31, A_1), wenn das Hinterbein auf den Boden zu kommen sich anschickt. Sobald das Vorderbein in die Verticale gelangt ist, stösst sich das andere Hinterbein ab. Die Pendelschwingungen, die das aufgehobene und ausschreitende Vorderbein macht, während sein Aufhängepunkt am Rumpf mit letzterem vorwärts geschoben wird von c nach e, sind durch die Stellung A, A_1, A_2 wiedergegeben, der Moment des Niederkommens dieses Vorderbeins mit A_2 und die nunmehr folgende Drehung dieses auf den Boden sich stützenden Vorderbeins, während sein Aufhängepunkt am Rumpf nach und nach von e über f und g nach h vor-

Fig. 31.



Ausschreitendes und stützendes Vorderbein des Pferdes.

wärts schwingt, mit A_3, A_4, A_5. Ist das Vorderbein in die Stellung A_5 gelangt, so braucht es nur aufgehoben zu werden, um von neuem zu schwingen, wieder in die Stellung A_1, A_2 zu kommen u. s. f. Im Moment des Aufhebens und Niedersetzens ist der ausschreitende, schwingende Vorderfuss gestreckt, während des Schwingens selbst gebeugt.

Beim Vierfüssler nennt man Schritt die Entfernung zwischen den Fussspuren desselben Fusses, also die Entfernung vom Niederkommen des Fusses bis zum nächstfolgenden Niederkommen desselben Fusses. Der Schritt der Vierfüssler ist also doppelt so weit als der des Menschen angenommen (S. 348). Beim Schritt stützen abwechselnd das eine Mal ein gleichseitiges Fusspaar, das andere Mal ein diagonales Fusspaar den Körper: der Schwerpunkt wird also zunächst nach der einen Seite verlegt, kommt dann nach der Mitte zurück, wird dann nach der andern Seite verlegt, kehrt zur Mitte zurück u. s. f. Die Dauer des Schrittes ist abhängig von der Schwingungsdauer der Beine. Je höher ein Thier sein Bein hebt, desto kürzer ist das Pendel, desto schneller wird es schwingen. Je tiefer also ein Thier sein Bein hängen lässt, desto länger dauert sein Schritt. Damit die Schwingung zu Stande kommt, muss durch eine kleine Beugung das Bein vom Boden losgelöst werden. Die Schrittlänge schwankt nur um die Hälfte der mittleren Grösse, beim Pferd beträgt sie ca. 1¼ Mtr.; wird der Schritt schnell, so erlangt er die Grösse der durch die Extremitäten umgrenzten Unterstützungsfläche; ist er kleiner, wie z. B. beim Last ziehenden Pferd, so beträgt er nur 0,5 bis 0,8 Mtr.

Eine Abart der Schrittbewegung ist die Passbewegung. Diese zeigen Dromedare, Giraffen, seltener Rinder, noch seltener Pferde; sie ist nicht gerade

selten bei ganz jungen und schwachen Thieren. Diese Bewegung unterscheidet sich nur dadurch, dass die Erhebung des zweiten, gleichseitigen Beins früher geschieht als beim Schritt. Bei letzterem ist immer das Vorderbein um die Hälfte der Schwingung zurück gegen das gleichseitige Hinterbein. Bei der Passbewegung schwingen die beiden gleichseitigen Beine gleichzeitig; es findet also ein regelmässiger Wechsel zwischen den Schwingungen des einen gleichseitigen Fusspaares und des anderen statt. Dadurch wird der Schwerpunkt abwechselnd von rechts nach links verlegt und umgekehrt. Die Länge des Schrittes ist bei der Pass- und Schrittbewegung dieselbe. Die grössere Geschwindigkeit des Ganges wird dadurch erreicht, dass die Zeit erspart wird, welche der Hälfte der Schwingungsdauer eines Beins entspricht, da jede Seite je ein $^1/_4$ der Zeit spart. Für den Reiter hat die Passbewegung die Unannehmlichkeit, dass er stets von der einen Seite nach der andern hinübergeworfen wird. Hin und wieder zeigen auch sehr grosse Hunde die Passbewegung.

Lauf des Menschen. Beim Gehen des Menschen gibt es, wie erörtert (S. 348), zwei Zeitabschnitte, während deren beide Beine auf dem Boden aufstehen, und nur einen Zeitabschnitt, in welchem ein Bein aufsteht. Beim Eilschritt überwiegt schon der Zeitabschnitt, in welchem nur ein Bein aufsteht. Beim Laufen gibt es nun einen Moment, wo das eine Bein bereits vom Boden abgelöst ist, während das andere noch schwingt, wo also beide Beine gleichzeitig in der Luft schweben; doch ist dieser Zeitabschnitt viel kürzer, als derjenige, während dessen jedes Bein auf dem Boden ist. Infolge der kräftigen Streckung der Beine wird dem Körper eine Propulsion ertheilt, er wird gewissermassen durch die Luft geworfen. Im Uebrigen ist der Vorgang derselbe wie beim Schritt. Je schneller der Lauf, desto längere Zeit schwebt der Körper in der Luft.

Trab der Thiere. Dasselbe, was der Lauf beim Menschen, ist der Trab, den insbesondere Pferde zeigen, seltener Rindvieh, noch viel seltener andere Vierfüssler. Gleichzeitig mit dem stossenden Hinterbein (Fig. 32, 1) vollzieht die gleiche Bewegung das diagonale Vorderbein. Jedesmal vergeht aber eine gewisse Zeit zwischen dem Moment, wo z. B. das rechte Hinterbein sich abgestossen hat (1) und das

Fig. 32.

Trab.

linke auf den Boden kommt (3). Die Schwingung des diagonalen Fusspaares beginnt schon, während das andere noch nicht zu Boden gekommen ist. Die Zeit, während deren der Körper in der Luft schwebt (2), ist verschieden lang. Während sie bei sehr kurzem Trab fast Null ist, stösst bei sehr raschem Trab das zweite Fusspaar bereits ab, wenn das erste in die Vertikalstellung gelangt ist. Beim gewöhnlichen Trab währt nach Marey die Dauer des Auftretens durchschnittlich doppelt so lange als die Zeit, während deren der Körper in der Luft schwebt. Jeder Schritt ist beim Trab doppelt so lang als bei der Schrittbewegung. Die Schnelligkeit beim Trab der Pferde ist im Durchschnitt 3—4 Mtr. in der Secunde, doch kann sie bei guten Trabern doppelt und dreimal so gross werden.

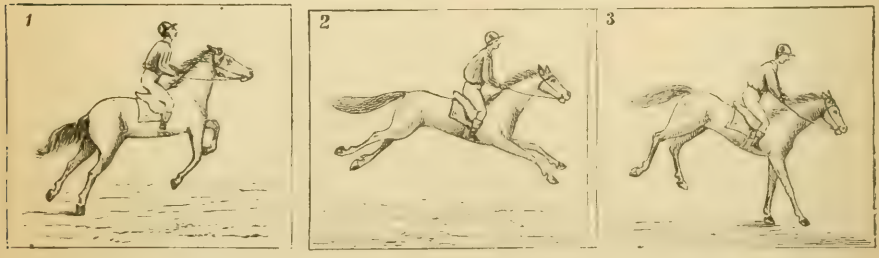
Sprung des Menschen. Viel länger kann der Körper in Bewegung sein und einen grösseren Raum durchmessen, während er in der Luft ist, beim Sprung. Es braucht nur die Geschwindigkeit, mit welcher die kraftvoll gestreckten Beine den Körper abstossen, grösser zu sein, als bei den bisher betrachteten Bewegungen. Ein Sprung braucht keine Progressivbewegung zu sein; er kann auch auf der Stelle geschehen; man braucht dann nur während des Abstossens den Schwerpunkt vertikal zu tragen, also in gerade aufrechter Haltung sich abzustossen. Legt man den Rumpf und damit den Schwerpunkt etwas nach vorn, so kommt es zugleich zu einer Progressivbewegung und zwar zu einer um so ausgedehnteren, je mehr der Rumpf nach vorn gelegt ist. Der Wurf ist also um so beträchtlicher, je schiefer die Hinterbeine zum Rumpf stehen, wie das beim Ansprung der Fall ist, wo nur das eine Bein möglichst schief zum Rumpf gestellt wird.

Carrière der Thiere. Kein Thier kann springen, wenn es sich nicht aufrichtet. Je mehr sich die Längsaxe des Rumpfes der Längsaxe des stossenden Hinterbeins nähert, desto grösser wird die werfende Kraft des Beins, der Wurf des Rumpfes. Der Winkel zwischen Hinterbein und Rumpf kann also sofort grösser gemacht werden, wenn das Thier sich mit den Vorderbeinen in die Höhe richtet, sodass die Rumpfaxe möglichst in die Verlängerung der Hinterbeinaxe fällt. Mit Hilfe von Rückenmuskeln (M. longissimus dorsi und dessen vorderen und hinteren Verlängerungen, dem Spinalis und Semispinalis dorsi, den Glutaei mit dem Biceps femoris) wird der Rumpf aufgerichtet. Es folgen bei der Sprungbewegung aufeinander: Erhebung der Vorderbeine mit Aufrichtung des Rumpfes und kraftvolle Abstossung der Hinterbeine. Bei der Carrière der Vierfüssler findet eine progressive Sprungbewegung statt. Durch gleichzeitige energische Streckung beider Vorderbeine wird das Vordertheil in die Höhe geschnellt, kurz danach strecken sich, wiederum gleichzeitig, beide Hinterbeine, stossen sich kraftvoll ab, sodass der Rumpf im Bogen durch die Luft vorwärts geworfen wird, dann schlagen beide Vorderbeine gleichzeitig auf. Diese stützen die Körperlast und hemmen die Bewegung ein wenig; infolge des Beharrungsvermögens schwingt der Körper weiter nach vorn, dadurch kommen die Hinterbeine wieder so zu stehen, dass sie aufschlagen, zu gleicher Zeit wird das Vordertheil

durch die sich energisch streckenden Vorderbeine wieder in die Höhe geschnellt, dann stossen sich die Hinterbeine wieder von Neuem ab, und es kommt so wieder ein Wurf des Rumpfes durch die Luft zu Stande. Beim Sprunglauf hört man dem entsprechend zwei Hufschläge und zwar je einen Doppelhufschlag vom vorderen und vom hinteren Beinpaar. Die beim Sprunglauf mögliche Schnelligkeit ist ausserordentlich gross, dabei kann günstigsten Falls eine deutsche Meile in $8^1/_2$ Minuten zurückgelegt werden.

Galop der Thiere. Galop ist ein Sprunglauf mit Ansprung. Der natürliche Galop oder Rennlauf ist derjenige, der eine rasche Progressivbewegung bewirkt. Es wird zunächst der Vorderkörper aufgerichtet und durch einen kraftvollen und zugleich sehr schnellen Abstoss des einen Hinterbeins der Rumpf im Bogen weit durch die Luft geworfen. Beim Galop arbeiten beide Vorder- und Hinterbeine nicht gleichmässig, vielmehr ist das Pferd schief gestellt, es läuft in der Richtung der Diagonale seines Rumpfes, deshalb spricht man von Rechtsgalop und Linksgalop. Beim Linksgalop steht das rechte Hinterbein, beim Rechtsgalop das linke Hinterbein am weitesten nach hinten. Beim Linksgalop (Fig. 33) streckt sich das linke Vorderbein und schnellt das Vordertheil in die Höhe, dasselbe thut einen Moment später das rechte Vorderbein und linke Hinterbein, und dieses vollzieht den Abstoss. Zu einer gewissen Zeit ist also auf dem Boden nur noch das

Fig. 33.



Galop.

rechte Hinterbein (1). Zu der Zeit, wo das linke Hinterbein stösst, ist der Rumpf noch etwas in Bewegung, und so bekommt er durch den Stoss des linken Hinterbeins mehr einen Antrieb nach vorn als nach oben. Endlich stösst sich das rechte Hinterbein ab und wirft dadurch den Rumpf nach oben und vorn (1). Nun fliegt der Rumpf hoch durch die Luft im Bogen (2). Ueber den Vorgang des Niederkommens beim gewöhnlichen Galop, bei dem man 3 Hufschläge hört, bestehen verschiedene Meinungen. Die Einen meinen, dass das in der Luft im Bogen schwebende Pferd mit dem linken Hinterfuss niederkommt, dann gleichzeitig rechter Hinterfuss und linker Vorderfuss aufschlagen und endlich der rechte Vorderfuss. Andere behaupten,

dass zuerst das linke Vorderbein (3), dann gleichzeitig das rechte Vorder- und linke Hinterbein und endlich das rechte Hinterbein niederkommt, sehe man doch bei allen Progressivbewegungen die Beine immer in derselben Reihenfolge niederkommen, in welcher sie sich abgelöst haben, und das habe die Bedeutung, dass kein Zeitverlust für die Bewegung entsteht. Beim Linksgalop streckt sich das linke Vorderbein und wirft den Rumpf in die Höhe. Sobald es sich in der Luft frei befindet, muss es nach vorn schwingen; da es kurz ist, schwingt es rascher aus als das Hinterbein. Schlüge das Hinterbein zuerst auf, dann würde das Vorderbein wieder zurückfallen, also in der Richtung von oben und vorn nach hinten und unten aufschlagen, während das Aufschlagen in der Regel in umgekehrter Richtung geschieht. Der gewaltige Stoss, den die Extremitäten beim Galop durch das Auffallen der hoch durch die Luft geworfenen Körperlast bekommen, wird dadurch gemildert, dass er durch das nacheinander erfolgende Aufschlagen der Füsse gleichsam in Portionen zerlegt wird. Das vorgreifende Hinterbein macht unter diesem Stoss eine kleine Beugung, dadurch wird die Bewegung gehemmt und zugleich der Schwerpunkt nach hinten verlegt, was die nachfolgende Aufrichtung des Vorderkörpers begünstigt. Beim Galop durchmisst ein gutes Pferd 12 Mtr. in der Sec., das macht 11 Min. auf die deutsche Meile. Die Weglänge von 12 Mtr. ist auf $1^1/_2$ Galopsprünge vertheilt. Die besten Rennpferde bringen es bis auf 20 Mtr. in der Sec., legen also eine deutsche Meile in knapp 7 Min. zurück.

Rückwärtsgehen. Beim Rückwärtsgehen muss der Schwerpunkt des Thieres von vorn nach hinten verlegt werden. Zum Rückwärtsgehen ist, genau genommen, einzig und allein der Mensch eingerichtet. Denn da er sich nur auf die Unterextremitäten stützt, bedarf es einfach einer Verlegung des Schwerpunktes nach hinten durch mässiges Rückwärtsneigen des Rumpfes, damit die abstossenden Beine die Rückwärtsbewegung bewirken. Bei den Vierfüsslern kann diese Verschiebung nur bewirkt werden durch eine Kraft, die im Sinne der Bewegungsrichtung hinter dem Schwerpunkte angreift, und das sind die Vorderextremitäten. Diese strecken sich nach hinten, stemmen sich gegen den Boden und verschieben dadurch den Rumpf nach hinten. Die Bewegung nach oben wird dadurch verhindert, dass weder die Rückenmuskeln noch die Hinterbeine sich strecken. Da die Vorderbeine weder durch ihre Knochenanordnung noch durch ihre Muskelkraft geeignet sind, der Körperlast den erforderlichen Impuls zu geben, so ist das Rückwärtsgehen für die Thiere sehr anstrengend, und dies um so mehr, als die Vorderbeine mit dem Rumpf, den sie bewegen sollen, nur durch Weichtheile (Muskel und Fascien), also beweglich verbunden sind (S. 345). Aus letzterem Grunde kommen bei der Rückwärtsbewegung seitliche Abweichungen des Rumpfes zu Stande. Die Last des Körpers wird hauptsächlich von den Hinterbeinen getragen. Die Contraction der Rückenmuskeln macht die bewegliche Wirbelsäule zu einem steifen Stab und erleichtert dadurch den Vorderbeinen die Verschiebung des Rumpfes. Es werden daher bei dieser Gangart die Rücken-, Kreuz- und Lendenmuskeln dauernd angestrengt.

Lasttragen. Beim Reiten tragen die Thiere die Last des Reiters; es ist also diese Verwendung nur eine Abart des gewöhnlichen Lasttragens auf dem Rücken. Dass die Last des Reiters sich in verschiedenem Grade auf Vorder- und Hinterbeine vertheilt, ist bereits erörtert worden (S. 345). Festigkeit, Kürze und möglichste Convexität des Rücken- und Lendentheils der Wirbelsäule begünstigen die Tragkraft. Damit hängt es wohl auch zusammen, dass Maulthiere im Verhältniss zu ihrer Körpergrösse schwerere Lasten zu tragen im Stande sind als z. B. Pferde. Dass die Last geeignet vertheilt und nicht etwa gerade auf solche Stellen wirken darf, wo scharfe Knochentheile unmittelbar unter der Haut liegen, ist selbstverständlich. Im Uebrigen erfolgt die Bewegung des belasteten Körpers ebenso wie die des unbelasteten, nur dass wegen der grösseren Last, die fortzubewegen ist, die Geschwindigkeit der Bewegung sich verringert. Befindet sich die Last hinten, werden also Thiere zur Zugleistung verwendet, so ist doch die Last als vor dem Theile befindlich, an dem sie zieht, anzusehen. Beim Sielengeschirr zieht die Last an einem breiten der Brust sich anschliessenden Riemen, beim Kummet an einem starren Ringe, der auf dem hinteren Theil des Halses vor den Schulterblättern ruht. In beiden Fällen kommt es also darauf hinaus, als wäre die Last vor die Brust des Thieres gestellt und müsste bei der Bewegung des Thieres vorwärts geschoben werden. Es besteht demnach die Arbeit eines Last ziehenden Thieres in dem Vorwärtsschieben der vor der Brust des Thieres befindlichen Last. Es muss also bei der Progressivbewegung die Körperlast + der Zuglast, die als vor dem Körper stehend anzusehen ist, verschoben werden. Nun kann man sich das Gewicht des Körpers und der Last als eine vereinigte Last denken. Der gemeinschaftliche Schwerpunkt des Thieres und der Last rückt um so mehr nach vorn, in die Last hinein, je grösser die letztere ist. Sobald ein Thier eine grössere Last zieht, als sein Körpergewicht beträgt, liegt der gemeinschaftliche Schwerpunkt beider vor dem Thier. Da nun die Vorderbeine sich hinter dem zu schiebenden gemeinschaftlichen Schwerpunkte befinden, so können hier auch die Vorderbeine, wenn sie sich strecken, stossen. Es stossen beim Ziehen alle 4 Beine den gemeinschaftlichen Schwerpunkte nach vorn. Nur wird die Wirkung der Vorderbeine, weil sie nicht fest mit dem Rumpf verbunden sind und schwächere Streckmuskeln haben, nicht so gross sein, als die der Hinterbeine. Die der Bewegung ertheilte Geschwindigkeit vertheilt sich auf Körper und Last, also auf den stossenden und gestossenen Körper. Nun wissen wir aus der Physik, dass, wenn ein bewegter unelastischer Körper auf einen ruhenden unelastischen Körper stösst, sich beide, wofern ihre Masse gleich ist, nach dem Stoss weiter mit der halben Geschwindigkeit und in der Richtung des stossenden bewegen; bei ungleichen Massen findet eine Bewegung beider in der Richtung des stossenden mit gleicher Geschwindigkeit statt, deren Grösse von dem Verhältniss der Masse des stossenden zu dem gestossenen Körper abhängt, und zwar um so kleiner wird, je grösser die Masse des zu stossenden Körpers ist. Es wird also Körper und Last nach dem Stoss die gleiche Geschwindigkeit annehmen. Nennt man die letztere c, ferner M_1 die Masse der fortzustossenden Last und v_1 deren Geschwindigkeit vor dem Stoss, M_2 die Masse des stossenden Körpers und v_2 dessen Geschwindigkeit vor dem Stoss, so ist ihre Bewegungsquantität (das dynamische Moment) beider vor dem Stoss $= M_1 v_1 + M_2 v_2$. Nach dem Stoss nehmen beide die gleiche Geschwindigkeit x, also die Bewegungsquantität $M_1 x + M_2 x$ an, und da beide Werthe gleich sind, es hat ja nur eine gleichmässige Vertheilung der

Geschwindigkeit des stossenden und gestossenen Körpers stattgefunden, so ist $M_1 v_1 + M_2 v_2 = M_1 x + M_2 x$

$= (M_1 + M_2) x$, also $x = \frac{M_1 v_1 + M_2 v_2}{M_1 + M_2}$. Je grösser v_2, die Geschwindigkeit des stossenden Körpers ist, desto grösser ist auch die Geschwindigkeit der Last M_1 nach dem Stoss. Ist die Last in Ruhe, also $v_1 = 0$, so reducirt sich die Gleichung auf: $x = \frac{M_2 v_2}{M_1 + M_2}$. Da M_2 das Gewicht des stossenden Körpers in Zähler und Nenner eingeht, M_1 das Gewicht der fortzustossenden Last aber nur im Nenner enthalten ist, so ist die Geschwindigkeit nach dem Stoss auch um so grösser, je schwerer der stossende Körper M_2 ist, oder mit anderen Worten: beim Lastziehen ist das Gewicht des Thieres, welches zieht, von ausserordentlicher Bedeutung. Je schwerer also das Thier ist, welches zur Zugleistung verwendet wird, desto schneller wird unter sonst gleichen Bedingungen die Last bewegt. Man muss demnach für die Erzielung der grösstmöglichen Zugleistung nicht nur solche Thiere wählen, welche kräftige Muskeln haben, sondern den schwereren Thieren vor weniger schweren den Vorzug geben.

Hinsichtlich der Grösse der Arbeitsleistung übertrifft das Pferd alle anderen Haussäugethiere. Nach einer Aufstellung von Redtenbacher beträgt die Arbeitsleistung der Thiere, auf 1 Kgrm. Körpergewicht und 1 Stunde berechnet, beim

Pferd . . .	940	Kilogrammmeter,
Maulthier . .	800	»
Esel . . .	640	»
Ochsen . . .	620	»
Menschen . .	560	»

Stimme und Sprache.

Der mit einer gewissen Kraft durch den Kehlkopf der Thiere getriebene Exspirationsstrom erzeugt Töne, deren Zahl, Stärke und Klangfarbe bei den verschiedenen Thieren sehr variirt und deren Gesammtheit die Stimme der Thiere bildet.

Jeder Körper, welcher sich im Zustand pendelartiger Schwingungen befindet, erregt in den ihn umgebenden elastischen Medien eine Wellenbewegung, die Schallwellen d. h. abwechselnde Verdünnungen und Verdichtungen der Luft, die zu unserem Ohr fortgepflanzt in uns die Empfindung des Schalles hervorbringen. Erfolgen die Schwingungen eines elastischen Körpers regelmässig periodisch und mit einer gewissen Geschwindigkeit, so haben wir die Empfindung des Tones, erfolgen sie unregelmässig aperiodisch, so haben wir die Empfindung eines Geräusches. Der Ton ist um so höher, je grösser die Anzahl der Schwingungen in der Zeiteinheit ist; er ist um so intensiver, je stärker die Ausbiegungen, die Schwingungsamplitude der Schallwellen ist. Unter Klangfarbe oder Timbre versteht man die Eigenthümlichkeit, durch welche sich, bei gleicher Höhe und

Stärke, der Ton verschiedener Instrumente in characteristischer Weise unterscheidet, und diese Eigenthümlichkeit besteht darin, dass mit jedem Ton unserer musikalischen Instrumente (dem sog. Grundton) immer eine Zahl von bestimmten höheren Tönen, sog. Obertönen oder Partialtönen mitklingen, deren Schwingungszahl zu der des Grundtons in dem einfachen Verhältniss der Zahlenreihe steht; die Zahl und Stärke der Obertöne, welche bei verschiedenen Instrumenten mitklingen, sind verschieden und erzeugen dadurch die characteristische Klangfarbe jedes Instruments.

Das Stimmorgan der Thiere, der Kehlkopf, ist einer Zungenpfeife vergleichbar, und zwar sind die Stimmbänder (Ligg. thyreoarytaenoidea inf.) die Zunge dieses Zungenwerks. Wenn ein Luftstrom durch eine Oeffnung hervordringt, welche durch die Schwingungen einer elastischen Platte, Zunge genannt, in regelmässigen Intervallen geschlossen und wieder geöffnet wird, so entsteht infolge der bei jedem Freiwerden der Oeffnung erzeugten Luftstösse ein Ton, welcher von der Schwingungsdauer der federnden Zunge abhängig ist. Dieselbe Wirkung, welche bei den gewöhnlichen Zungenpfeifen (z. B. der Mundharmonika) durch eine starre, aber elastische und schwingbare metallische Zunge hervorgebracht wird, kann auch durch membranöse elastische Platten erzeugt werden, welche die Lippen eines schmalen Spaltes bilden und durch ihre Schwingungen den Spalt abwechselnd öffnen und schliessen. Solche Pfeifen nennt man membranöse Zungenpfeifen. Die die Exspirationsluft austreibenden Lungen repräsentiren: den Blasebalg, die die Luft zuführende Luftröhre: die Windlade, der Kehlkopf: die eigentliche membranöse Zungenpfeife, die Rachen-, Mund- und Nasenhöhle: das Ansatzrohr der Zungenpfeife.

Beobachtungen an lebenden Menschen und Thieren als auch Versuche an ausgeschnittenen Kehlköpfen menschlicher Leichen oder frisch getödteter Thiere zeigen, dass die Töne nur durch die Schwingungen der unteren wahren Stimmbänder und weder unter noch über ihnen gebildet werden. Legt man an der Luftröhre unter den Stimmbändern eine Oeffnung an, so hört die Stimme auf; über den Stimmbändern ist das gleiche Verfahren auf die Stimmbildung selbst ohne Einfluss. Johannes Müller hat gezeigt, dass ein auf die unteren Stimmbänder reducirter Kehlkopf, wenn er von unten angeblasen wird, noch im Stande ist, Töne zu erzeugen. Doch müssen für die Stimmbildung noch zwei wesentliche Bedingungen erfüllt sein. Einmal muss der Exspirationsstrom an den Stimmbändern ein Hinderniss für sein Entweichen aus dem Kehlkopf finden, d. h. die Stimmbänder müssen so genähert sein, dass die zwischen ihnen gelegene Oeffnung, die Stimmritze, zu einem feinen schmalen Spalt verengt ist, und zweitens müssen sie selbst so gespannt sein, dass sie von dem andringenden Luftstrom in Schwingungen versetzt werden und letztere auf die Luft des Ansatzrohres übertragen können.

Während man früher zur Beobachtung des Verhaltens der Stimmritze und der bei der Stimmgebung in Betracht kommenden Veränderungen der Stimmbänder

auf die Untersuchung ausgeschnittener Kehlköpfe von Menschen oder Thieren angewiesen war, bei denen die Muskelwirkung durch passend angebrachte Gewichte ersetzt wurde, wie dies zuerst in den grundlegenden Versuchen von Johannes Müller geschehen ist, können seit der Entdeckung des Kehlkopfspiegels durch den italienischen Gesanglehrer Garcia (1855) die Stimmbänder am lebenden Menschen direct beobachtet werden. Der Kehlkopfspiegel besteht im Wesentlichen aus einem in der Mitte durchlöcherten Hohlspiegel, welcher das Licht, entweder directes Sonnenlicht oder besser das einer hellen Lampe, in den weit geöffneten Rachen des zu Untersuchenden wirft. In den Rachen wird nun ein mit langer Handhabe versehener kleiner runder Metall- oder Glasspiegel so eingeführt, dass er das in den Rachen hineingeworfene Licht nach unten, nach dem Kehlkopf reflectirt, dessen Bild der Beobachter durch die centrale Oeffnung des Beleuchtungsspiegels betrachtet. Diese Untersuchungsmethode des Kehlkopfs, die Laryngoscopie, von Czermak und Türck zuerst beim Menschen verwerthet, ist auch bei lebenden Hunden, Katzen und Kaninchen anwendbar. Unsere Kenntnisse, besonders über das Verhalten der Stimmbänder bei der Stimmgebung, sind dadurch wesentlich geklärt und gesichert worden. Bei denjenigen Thieren, bei welchen das Gaumensegel sehr tief hinabreicht, wie beim Pferde, wo es eine vollständige Scheidewand zwischen Maul- und Rachenhöhle bildet, ist die Laryngoscopie geradezu unmöglich. Bei lebenden Hunden und Katzen kann man nach weitem Aufsperren der Maul- und Rachenhöhle und starkem Herausziehen der Zunge den Kehlkopf ohne Spiegel direct betrachten, nur muss man mit einem scharfen Häkchen den Kehldeckel aufrichten.

Die aus elastischem Gewebe bestehenden und mit (der hier Pflasterepithel tragenden) Schleimhaut überzogenen, unteren breiten Stimmbänder ziehen von der hinteren Fläche des Schildknorpels zu der vorderen Kante der Giessbeckenknorpel. Die zwischen ihnen gelegene Spalte besteht aus zwei Portionen, der vorderen oder eigentlichen Stimmritze (glottis vocalis) und der hinteren, zwischen den medialen Flächen der Giessbeckenknorpel gelegenen Athemritze (glottis respiratoria). Beim Athmen wird der Spalt zwischen den Stimmbändern so weit wie möglich durch beide Glottides erweitert. Sobald aber Stimmgebung stattfinden soll, wird die Stimmritze geschlossen; die Athemritze ist bei der Stimmgebung durchaus unbetheiligt. Der Schildknorpel und die Giessbeckenknorpel sind mit dem Ringknorpel gelenkig verbunden und zwar derart, dass die Platte des Schildknorpels dem Ringknorpel genähert resp. von ihm entfernt und damit die Stimmbänder gedehnt oder erschlafft, gespannt oder entspannt werden können. Die pyramidenförmigen Giessbeckenknorpel drehen sich auf dem Ringknorpel um ihre verticale Axe, sodass ihre Kanten verschiedene Stellungen zu einander einnehmen und so der Stimmbandfortsatz, die vordere Kante, an die sich die Stimmbänder anheften, der Mittellinie genähert und von ihr entfernt und damit die Form der Athemritze und der Stimmritze verändert werden kann. C. Ludwig nennt deshalb den Ringknorpel: Grundknorpel, den Schildknorpel: Spannknorpel und die Giessbeckenknorpel: Stellknorpel.

Funktion der Kehlkopfmuskeln. Der M. crico-thyreoideus

dreht bei seiner Zusammenziehung den Schildknorpel so, dass dessen vorderer oberer Winkel einen Kreisbogen nach vorn und unten beschreibt, die Schildplatte dem Reif des Ringknorpels genähert wird. Dadurch werden die Stimmbänder nach vorn und unten gezogen d. h. verlängert und damit stärker gespannt. Nun gibt aber eine gespannte Membran einen höheren Ton als eine minder gespannte, somit wird durch die Thätigkeit des M. cricothyreoideus die Stimme höher. Derjenige Muskel, welcher die Stimmbänder schlaffer macht, wird somit die Stimme vertiefen. Dazu dient der M. thyreo-arytaenoideus, welcher in den Stimmbändern selbst verlaufend bei seiner Contraction diese verkürzt, also entspannt. Zugleich wird durch die medianwärts vorspringenden Stimmbänder die Stimmritze verengt. Die Mm. crico-arytaenoidei postici (von der hinteren Fläche des hinteren Halbringes des Ringknorpels schräg lateral- und aufwärts zur äusseren Kante des Giessbeckenknorpels) drehen die vordere Kante der Giessbeckenknorpel nach aussen, verlängern und erweitern dadurch die Stimmritze (und Athemritze) zu einer rhomboidalen Spalte. Die Mm. crico-arytaenoidei laterales (vom oberen Rande der Seitentheile des Ringknorpels schräg nach hinten und oben zum Muskelfortsatz) sind Antagonisten der vorhergehenden; sie verengern die Stimmritze, nur nicht so stark wie der M. thyreo-arytaenoideus. Die Mm. arytaenoidei transversi et obliqui (auf der hinteren Fläche der Giessbeckenknorpel) nähern die beiden Giessbeckenknorpel, verengern damit die Athemritze; beim Zusammenwirken dieser mit dem M. thyreo-arytaenoideus ist sowohl die Stimm- als die Athemritze des hinteren Halbringes des Ringknorpels geschlossen. Mit Ausnahme des M. cricothyreoideus, den der N. laryngeus sup. versorgt, werden alle übrigen Kehlkopfmuskeln vom N. laryngeus inf. innervirt.

Druck bei der Stimmgebung. Soll Stimmgebung erfolgen, so muss zunächst durch die Wirkung der Mm. crico-arytaenoidei laterales die beim ruhigen Athmen rautenförmige Stimmritze zu einem feinen schmalen Spalt verengt, sodann müssen die Stimmbänder selbst durch Contraction der Mm. crico-thyreoidei in einen gewissen Grad von Spannung versetzt werden, sodass sie in einen schwingungsfähigen Zustand gerathen. Kann infolge Lähmung der Mm. crico-arytaenoidei laterales oder ihrer Nerven die Stimmritze nicht verengt werden, so erfolgt keine Stimmbildung, vielmehr kommt es nur zur Entstehung eines blasenden Geräusches. Endlich muss, wie bei jeder membranösen Zungenpfeife, der anblasende Luftstrom ein kräftiger sein, weil er einmal den fast geschlossenen Spalt der Stimmritze zu eröffnen und dann die Stimmbänder selbst in Schwingungen zu versetzen hat. Hierfür genügt der Druck, die Kraft des ruhigen Exspirationsstroms (S. 99) nicht, vielmehr bedarf es dazu einer energischen Exspiration, eines kräftigen Exspirationsstosses von mindestens 12—15 Mm. Quecksilber, wie er nur unter Mithülfe der auxiliären Exspirationsmuskeln, in erster Linie der Bauchmuskeln (S. 93) zu Stande kommt. Wird daher die Kraft des Exspirationsstosses dadurch gebrochen, dass die Luft infolge einer künstlich angelegten Oeffnung unterhalb der Stimmbänder

zum Theil durch diese entweichen kann, so kommt es nicht zur Stimmbildung.

Die Höhe oder Tiefe der Stimme ist zunächst abhängig von der Anzahl der Schwingungen in der Zeiteinheit. Je kürzer und schmäler eine Membran, desto häufiger kann sie in der Zeiteinheit schwingen, ebenso je stärker sie angespannt ist und je kräftiger sie angeblasen wird. Die Höhe des Tons wird also einmal von der Länge, dann von der Spannung der Stimmbänder und endlich von der Kraft des Exspirationsstosses abhängen. Daher begreift es sich leicht, dass jüngere Thiere, die kürzere Stimmbänder besitzen, als ältere, auch eine höhere Stimme haben als Erwachsene. Die Länge der Stimmbänder in der Ruhe beträgt bei Knaben unter 14 Jahren etwa 11, bei Männern 18 Mm. Ebenso werden Frauen, deren Stimmbänder in der Ruhe nur etwa 13 Mm. lang sind, eine höhere Stimme haben als Männer. Sobald mit Entwicklung der Mannbarkeit auch die Stimmbänder länger werden, vertieft sich die Stimme, sie „mutirt", wie man zu sagen pflegt. Dass durch die Thätigkeit der Mm. cricothyreoidei, welche die Stimmbänder stärker spannen, der Ton höher wird, ist bereits angeführt worden. Je stärker endlich die Stimmbänder angeblasen werden, desto höher wird der Ton; daher werden auch höhere Töne in der Regel mit stärkerem Anspruch d. h. forte gegeben. Die Höhe des Tons ist durchaus unabhängig sowohl von der Configuration der Windlade (des Anspruchrohrs), also der Luftröhre, als von der des Ansatzrohrs: Rachen-, Mund- und Nasenhöhle. Ebenso hat bei gleicher Spannung der Stimmbänder die grössere oder geringere Enge der Stimmritze keinen wesentlichen Einfluss auf die Höhe des Tons, nur spricht bei weiter Stimmritze der Ton schwerer an und ist weniger klangvoll.

Soll ein Ton bei gleicher Höhe stärker oder lauter gesungen werden, so muss die Stärke des Anblasens, der Exspirationsdruck gesteigert werden. Da nun aber membranöse Zungen durch stärkeres Anblasen zugleich auch schneller schwingen, also ihren Ton erhöhen, so muss, soll bei grösserer Stärke des Tons seine Höhe unverändert bleiben, entsprechend der grösseren Intensität des Anblasens auch die Spannung der Stimmbänder modificirt, verringert werden. Es findet hier zwischen der Stärke des Luftstosses und der Grösse der Stimmbandspannung eine Compensation statt. Man nennt diese nach Johannes Müller: die Compensation der Kräfte am menschlichen Stimmorgan.

Kehlkopf und Ansatzrohr. Ueber den wahren und zwischen diesen und den oberen oder falschen Stimmbändern liegen die Morgagni'schen Ventrikel. Ihre physiologische Bedeutung besteht wohl darin, die wahren Stimmbänder aussen frei zu machen, damit sie ungehindert schwingen können. Sie fehlen, sowie die falschen Stimmbänder, vollständig den Wiederkäuern und bauchen sich anderseits bei manchen Affen (wie beim Brüllaffen und beim Orang) zu grossen mittönenden, resonirenden Hohlräumen aus. Ausserdem dient

das schleimige Secret der in den Ventrikeln und den falschen Stimmbändern angehäuften Drüsen dazu, die wahren Stimmbänder zu befeuchten und sie dadurch geschmeidig und leicht schwingungsfähig zu erhalten. Das Ansatzrohr: die Rachen-, Nasen- und Mundhöhle kann durch Muskelwirkung, insbesondere des Gaumensegels und der Zunge, in der ausgiebigsten Weise verändert und dadurch auch der Klang der Stimme ausserordentlich mannigfach verändert werden, sodass die Stimme bald hell, bald dumpf, bald schnarrend, bald näselnd erscheint. Dass auch auf Veränderungen der Configuration des Ansatzrohrs die Entstehung der verschiedenen Vocale zurückzuführen ist, werden wir gleich sehen. Dagegen wird die Höhe des Tons durch das Ansatzrohr nicht beeinflusst.

Stimmregister. Bei der menschlichen Stimme führt die Klangfarbe, wie bei den Orgelpfeifen den Namen „Register". Die menschliche Stimme hat zwei Register: Die Bruststimme und die Kopf- oder Falsetstimme. Die Bruststimme zeichnet sich durch eine gewisse Kraft und Stärke, nach v. Helmholtz durch ihren Reichthum an Obertönen aus, während die Fistelstimme in der Regel nicht so reich an Obertönen ist. Bei der Bruststimme wird der ganze Brustkorb wie ein grosser Resonanzkasten intensiv erschüttert, und diese Erschütterungen sind für die aufgelegte Hand fühlbar (Fremitus pectoralis s. vocalis), daher die Bezeichnung „Bruststimme". Bei der Fistelstimme erzittert der Thorax fast gar nicht. Während bei der Bruststimme die Stimmbänder in ihrer ganzen Breite schwingen, gerathen bei der Fistelstimme nach Johannes Müller und Lehfeldt nur die medialen feinen Ränder der Stimmbänder in Schwingungen: die lateralen Theile der Stimmbänder schwingen nach Oertel auch, aber im anderen Sinne als die medialen Ränder.

Was die Höhe und Tiefe der menschlichen Stimme anlangt, so erzeugt, wie schon angeführt, im Allgemeinen das Kind mit seinen kleinen Stimmbändern die höchsten Töne, die tiefsten der Mann mit seinen grossen Stimmbändern; mittlere Töne kommen bei beiden erwachsenen Geschlechtern vor, die höheren bei dem weiblichen, dessen Stimmbänder kürzer sind. Die tiefste Stimmlage der Männer bezeichnet man als Bass, eine höhere als Baryton, die höchste als Tenor; die tieferen Stimmen des Weibes resp. des Knaben als Alt, die höheren als Sopran. Eine gute Singstimme umfasst etwa zwei Octaven (z. B. der Tenor von c bis $c_{,,}$), doch kommen auch ausnahmsweise Stimmen vor, die 3 Octaven und darüber umfassen.

Modificirte und tönende Athembewegungen. Das Schluchzen besteht in kurzen, abgebrochenen, schnell auf einander folgenden Inspirationen, hauptsächlich durch energische Zwerchfellcontractionen bedingt; der schnell und kräftig eingesogene Luftstrom versetzt die Stimmbänder in tönende Schwingungen. Das Seufzen kommt durch eine gedehnte tiefe Inspiration zu Stande, wobei der Luftstrom ein Geräusch in der Mundhöhle hervorbringt. Beim Gähnen athmet man durch den weitgeöffneten Mund (meist unter krampfhafter Contraction von Gesichtsmuskeln) langsam und tief ein, verharrt eine Zeit lang in tiefster Inspi-

ration, dann folgt eine kräftige und schnelle Exspiration, welche in der Rachen- und Mundhöhle zu der bekannten Klangbildung führt. Das Lachen besteht in schnell auf einander folgenden kurzen stossweisen Exspirationen, welche den schallenden Ton erzeugen. Das Schnarchen kommt zu Stande, wenn der Exspirationsstrom das Gaumensegel in Schwingungen versetzt. Das Husten und Niesen wird zweckmässiger bei der Physiologie des verlängerten Marks besprochen.

Stimme der Thiere. Die Ursache der Stimme bei den Säugethieren ist im Wesentlichen ganz dieselbe wie beim Menschen; auch hier wird der Ton durch die unteren Stimmbänder erzeugt. Da je grösser die Stimmbänder sind, der Ton um so tiefer, und je stärker sie angesprochen werden, um so lauter ist, so werden im Allgemeinen die grossen Säugethiere eine laute und tiefe (Brüllen des Rindes, Gebrüll des Löwen), die kleinen eine hohe und dünne Stimme haben (Quietschen der Mäuse). Die oberen Stimmbänder mit den Morgagni'schen Ventrikeln fehlen den Wiederkäuern Die Einhufer haben auch obere falsche Stimmbänder. Beim Pferde bildet die Schleimhaut unter dem Kehldeckel eine halbmondförmige Falte, unterhalb derselben findet sich eine kleine trichterförmige Höhle, unter dem Kehldeckel über der Falte eine zweite Höhle, welche beim Esel und Maulthier geräumiger ist, desgleichen hat das Schwein unter dem Kehldeckel einen grossen häutigen Sack. Diese Höhlen und Säcke haben die Bedeutung resonatorischer Apparate, sie verstärken die Stimme und beeinflussen ihre Klangfarbe. Bei den Affen finden sich grosse resonirende Apparate am Kehlkopf, so beim Schimpansen zwei mässig grosse seitliche Ausbuchtungen des Kehlkopfs, gleichsam vergrösserte Morgagni'sche Ventrikel, noch grössere beim Orang und beim Gorilla, bei welch' letzterem sie sich nach dem Halse und Brustkorb herab sogar bis in die Achselhöhle verzweigen können, die grössten endlich bei den Heulaffen der neuen Welt (Mycetes), deren hohles stark aufgetriebenes Zungenbein durch einen Sack mit dem Kehlkopf communicirt und die ausserdem noch an Stelle der Morgagni'schen Ventrikel zwei grosse seitliche Säcke besitzen. Auch die Thiere geben hohe Töne mit Fistelstimme, so zum Beispiel Hunde beim Heulen und Piepen. Indess können von grossen Thieren auch mittels der Brststimme durch starke Exspirationsstösse hohe Töne erzeugt werden; dieselben sind dann äusserst laut und durchdringend und werden meist mit gehobenem Kopf und geöffnetem Maul hervorgebracht. Vermögen auch die Thiere im Allgemeinen nur wenige Töne hervorzubringen, so sind es doch häufig Töne, deren Höhe sehr weit von einander absteht: das tiefe Grunzen und die hohen grellen Schreie des Schweines, das Schnurren und Miauen der Katzen. Am meisten entwickelt zeigt sich die Stimme beim Hund; die verschiedenartigsten Tonbildungen wie Bellen, Knurren, Wimmern, Heulen, Schreien können hier zu Stande kommen. Pferd und Esel können auch mittels des Inspirationsstromes die Stimmbänder in tönende Schwingungen versetzen; das Wiehern des Pferdes, das Schreien des Esels sind theils

in-, theils exspiratorischer Natur. Die männlichen Thiere haben, entsprechend ihren längeren Stimmbändern, auch eine kräftigere und tiefere Stimme als die weiblichen Thiere. So wiehern die Hengste meist lauter als die Stuten. Es ist bekannt, dass die Stimme der Thiere, insbesondere der männlichen zu ihren Geschlechtsfunctionen in Beziehung steht. Die Walfischarten (Cetaceen), deren Kehlkopf der Stimmbänder entbehrt, sind auch stimmlos.

Die unter allen Säugethieren nur dem Menschen zukommende **Sprache** setzt sich zusammen aus Tönen und Geräuschen, welche der Exspirationsstrom im Ansatzrohr: Rachen- (Nasen-) und Mundhöhle hervorbringt, und welche entweder für sich oder in Verbindung mit der Stimmgebung im Kehlkopf benutzt werden; im ersten Fall entsteht die Flüstersprache (Vox clandestina), im letzten Fall die gewöhnliche laute Sprache. Die Elemente, aus denen die Sprache sich aufbaut, nennt man die Laute und unterscheidet diese als Vocale und Consonanten. Während die Consonanten den Charakter von wahren Geräuschen haben, sind die Vocale nicht einfache Töne, sondern vielmehr Klänge (S. 357) d. h. neben dem vorherrschenden Ton, dem Grundton, klingen bei ihnen eine Reihe von Ober- und Partialtönen mit, deren Schwingungszahl ein Ganzes, ein Vielfaches von der Schwingungszahl des Grundtons ist.

Diese neben dem Grundton auftretenden Partialtöne kann man mittels der von v. Helmholtz angegebenen Resonatoren leichter auffassen. Es sind dies Hohlkugeln aus Glas oder Metall mit zwei Oeffnungen, deren eine man luftdicht in den Gehörgang steckt; ihrem Luftraum entspricht ein bestimmter Eigenton, der um so höher ist, je kleiner die Kugel, und um so tiefer, je grösser sie ist. Erklingt sein Eigenton in der Umgebung, so geräth der Resonator in Mitschwingung, und das Ohr vernimmt den angegebenen Ton durch Resonanz verstärkt, zuweilen schmetternd. Jeder andere Ton wird durch den Resonator gedämpft, weil seine Luftmasse nicht mitschwingt. Mittels einer Reihe verschieden abgestimmter Resonatoren ist man so im Stande herauszufinden, welche Partialtöne neben dem Grundton in einem gewissen Klang enthalten sind. v. Helmholtz hat nun gefunden, dass die characteristische Klangfarbe der verschiedenen musikalischen Instrumente und der menschlichen Stimme bedingt ist durch die wechselnde Zahl und Stärke der Obertöne, welche neben dem Grundton mitklingen. Dass die Vocale zusammengesetzte Töne, Klänge vorstellen, hat v. Helmholtz auf synthetischem Wege bewiesen. Wird eine Stimmgabel, die (zur Verhinderung der Leitung ihres Schalls auf feste Körper) von der Unterlage durch Kautschukstreifen isolirt ist, zum Schwingen gebracht, so hört man ihren Ton kaum; stellt man sie vor einen entsprechenden Resonator, so resonirt allein der Grundton. Werden nun eine Reihe von Stimmgabeln, deren Schwingungszahlen im Verhältniss von 1:2:3:4:5 u. s. w. stehen, die also auf eine zusammenhängende Reihe von Obertönen abgestimmt sind, gleichzeitig mit Hülfe eines Electromagneten in Schwingungen versetzt, so kann man dadurch, dass man verschiedene Resonatoren abwechselnd mitschwingen lässt oder nicht, nach Willkür die Vocalklänge **U**, **O**, **A** etc. aus einfachen Tonen erzeugen. Es zeigte sich so, dass die dumpfen

Vocale **U** und **O** nicht so reich an Obertönen sind, als die helleren Vocale **A**, **E** und **I**.

Der Luftraum der Rachen- und Mundhöhle hat einen bestimmten, seiner Form entsprechenden Eigenton, und da dieser Luftraum willkürlich je nach der beabsichtigten Klangbildung in sehr verschiedene Form gebracht werden kann, so wird damit auch der Eigenton der Mund- und Rachenhöhle verändert werden. Ist unter den durch den Exspirationsstrom hervorgerufenen Obertönen der lauten Stimme der Eigenton der Mundhöhle vertreten, so tönt dieser mit, verstärkt also den entsprechenden Oberton; bei einer anderen Form und dadurch bedingtem anderen Eigenton der Mundhöhle wird der letzterem entsprechende Oberton verstärkt, also der Klang ein anderer sein als im ersten Fall, und damit ist es verständlich, dass der Veränderlichkeit des Ansatzrohres auch die Möglichkeit einer reichhaltigen Klangbildung entspricht.

Die Gestalt der Mundhöhle gleicht beim **U** einer rundlichen Flasche ohne Hals mit mässig weiter Eingangsöffnung von der Rachenhöhle her und mit enger rundlicher Ausgangsöffnung zwischen den nach vorwärts bewegten Lippen. Die Grösse und Geräumigkeit des Ansatzrohres, zu deren Herstellung auch der Kehlkopf stark herabgezogen wird, ist wesentlich für die Entstehung des tiefen Eigentons (der nach v. Helmholtz dem f entspricht); er wird um so tiefer, je mehr die Lippenöffnung verkleinert wird. Erweitert sich die Lippenöffnung ein wenig, so entsteht der Vocal **O**. Oeffnen wir dann den Mund immer mehr und mehr, so verschwindet auch sehr bald das **O** und geht in **A** über. Nun kann die Mundhöhle beliebig weit geöffnet werden, ohne dass der **A**-Klang verschwindet. Zugleich rückt bei der Bildung des **A** der Kehlkopf ein wenig höher, die Zunge liegt platt auf dem Boden der Mundhöhle. Demnach gleicht das Ansatzrohr beim **A** einem vorn offenen weiten Trichter.

Bei der Bildung von **E** und **I** entsteht ein grosser Raum über dem Kehlkopf, der sog. Kehlraum und zwar zwischen den hinteren Partien der nach vorn und an den Gaumen gehobenen Zunge und der hinteren Rachenwand. Bei der Bildung des **I** ist dieser Raum, indem der hintere Theil der Zunge nach vorn rückt, noch grösser als bei der Bildung von **E**. An diesen Kehlraum, der jetzt den Bauch der Flasche bildet, schliesst sich nach vorn der Binnenraum der Mundhöhle an, der, weil die Zunge dem harten Gaumen ihrer ganzen Länge nach genähert ist, einen mehr oder weniger schmalen Längsspalt, gewissermassen den Hals der Flasche bildet, deren Bauch der Kehlraum vorstellt. Ist letzterer beim **I** am geräumigsten, so ist umgekehrt der Hals der Flasche beim **I** am engsten, indem einmal der Körper der Zunge sich nahe an den harten Gaumen erhebt, sodann die Zungenränder sich gleichfalls von hinten her an die inneren Ränder der Oberzähne anlegen. Für die Vocalbildung muss die Nasenhöhle von der Rachenhöhle abgesperrt sein; es geschieht dies durch Contraction der Arcus palatopharyngei und Erhebung des Gaumensegels, ganz wie dies beim Schlingakt der Fall ist (S. 118). So kann nur die Mundhöhle von dem Exspirationsstrom angeblasen werden. Findet infolge von Defecten des weichen resp. harten Gaumens oder Lähmung der Gaumenmuskulatur (am häufigsten nach Diphtheritis) ein

höchst mangelhafter oder überhaupt gar kein Abschluss der Nasen- von der Mundhöhle statt, sodass auch die Luft der Nasenhöhle in starke Schwingungen versetzt wird, so wird die Stimme und Sprache näselnd. Beim **I** ist das Gaumensegel so erhoben, dass es die Nase luftdicht abschliesst, beim **A** dagegen ist dieser Verschluss nur ein loser, sodass stets etwas Luft durch die Nase entweicht, aber gegenüber der durch den weit offenen Mund ausströmenden Luftmenge nur so wenig, dass die Luft in der Nasenhöhle nicht in genügende Resonanz versetzt wird, daher ungeachtet des ungenügenden Abschlusses der Rachen- von der Nasenhöhle das **A** noch keinen nasalen Beiklang hat.

Ein Diphthong (**Ae, Ai, Ei, Au, Eu**) entsteht nach Brücke dann, wenn man aus der Stellung für einen Vocal in die für einen anderen übergeht, während dieser Bewegung die Stimme lauten lässt und den ersten der beiden Vocalbestandtheile meist stärker betont, accentuirt.

Bei der Flüstersprache werden die Reibungsgeräusche der Flüsterstimme, welche durch die an den mässig von einander entfernten Stimmbändern vorbeistreichende Luft erzeugt werden, durch den der jeweiligen Gestaltung des Ansatzrohres entsprechenden Eigenton desselben verstärkt, und so entstehen hier die Vocale, gleichwie bei der lauten Sprache, nur dass keine Stimmgebung dabei statthat.

Consonanten. Während es für die Bildung der Vocale charakteristisch ist, dass das nirgends gesperrte Ansatzrohr als Resonanzraum wirkt und dadurch den Klang der Stimme oder das Geräusch der Flüsterstimme modificirt, ist zur Bildung der Consonanten eine Articulationsstelle erforderlich d. h. ein Ort im Ansatzrohr vom Kehlkopf bis zu den Lippen, an welchem eine Enge gebildet wird, die zu einem selbständigen Geräusch Veranlassung gibt: Reibungslaute, oder irgendwo im Ansatzrohr wird, wiederum unter Bildung charakteristischer Geräusche, ein Verschluss hergestellt oder durch den Exspirationsstoss gesprengt: Verschlusslaute oder Explosivae. Das Ansatzrohr wirkt also hier Schall bildend, während es bei den Vocalklängen nur den Schall modificirt. Ausser diesen Reibungs- und Verschlusslauten gibt es noch Zitterlaute, die **R**-Laute, welche dadurch entstehen, dass im Ansatzrohr ein leicht beweglicher Körper (Gaumensegel, vorderer Theil der Zunge, Lippen) durch den Exspirationsstrom wie eine membranöse Zunge in Schwingungen versetzt wird, und endlich die Resonanten oder die sog. Halbvocale (**M, N, Ng**), welche dadurch entstehen, dass bei Verschluss einer Articulationsstelle und bei schlaffem Gaumensegel der tönende Luftstrom durch die Nase entweicht und die in der Nase eingeschlossene Luft in stärkere oder schwächere Resonanz versetzt. Solcher Articulationsstellen gibt es im Wesentlichen drei: nämlich die Zungenwurzel mit dem weichen Gaumen, die Zungenspitze mit den Schneidezähnen und dem Alveolarfortsatz des Gaumens, endlich die Unterlippe mit der Oberlippe und den Schneidezähnen. Je nachdem gleichzeitig Stimme gegeben wird oder nicht, sind die Consonanten, die hierbei entstehen, verschieden. F. H. du Bois-Reymond (1812) und Brücke haben danach die Consonanten folgendermassen übersichtlich gruppirt:

Articulationsstellen.		Verschlusslaute.	Reibungsgeräusche mit mittlerem Ausfluss.	Reibungsgeräusche mit seitlichem Ausfluss.	Zitterlaute.	Resonanten.
I. Oberlippe mit Unterlippe und Schneidezähnen	ohne Stimme	P	F (V)	—	—	—
	mit Stimme	B	W	—	Lippen-R	M
II. Zungenspitze mit Schneidezähnen Alveolarfortsatz	ohne Stimme	T	(scharfes) S	—	—	—
	mit Stimme	D	(weiches) S	L	Zungen-R	N
III. Zungenwurzel mit Gaumen	ohne Stimme	K	Ch	—	—	—
	mit Stimme	G	J	—	Uvular-R	Ng

Bei dem als „Reibungsgeräusch mit seitlichem Ausfluss“ aufgeführten Consonanten **L** entweicht der tönende Luftstrom durch zwei seitliche kleine Lücken in der Gegend der ersten Backzähne des Oberkiefers, welche Lücken der sich an den Alveolarfortsatz des Oberkiefers anlegende Zungenrand übrig lässt.

Das **H** ist ein Reibungslaut des Kehlkopfs; es entsteht, wenn die Luft genügend schnell durch die verengte Stimmritze entweicht.

Der hauptsächlichste Sprechnerv ist der N. hypoglossus.

Wie es zur geordneten Muskelbewegung des Muskelgefühls event. des Gesichtssinnes d. h. der Controle der In- und Extensität der Bewegungen durch das Gesicht bedarf (ein Moment, auf das wir noch später zurückkommen werden), so bedarf es zur Bildung reiner Laute des Gehörs. Taubgeborenen wird es ausserordentlich schwer, die Laute aussprechen zu lernen. Bei Taubstummen fehlt zunächst das Gehör; ihre Stummheit ist erst die Folge ihrer Taubheit. Lernen sie auch mit vieler Mühe die zur Articulation erforderlichen Bewegungen des Ansatzrohres ausführen, so bleibt doch ihre Sprache unangenehm heulend, weil sie des Gehörs als Regulator für die Articulationen entbehren.

3. Physiologie des Nervensystems.

Wir kommen jetzt zu der Betrachtung desjenigen Apparats, welcher den Thieren (die niedersten Thierklassen: die Protozoën und Coelenteraten ausgenommen) geradezu eigenthümlich ist, zu dem Nervensystem. Die Verrichtungen, welche von diesem so complicirten Apparat vermittelt werden, sind die Vorgänge der Bewegung, der Empfindung und endlich die intellectuellen, psychischen Thätigkeiten.

Nur die Thiere besitzen das Vermögen der Empfindung und Bewegung und zwar, genauer gesagt, da gewisse Formen der Bewegung auch den Pflanzen zukommen (S. 296), die Fähigkeit der Bewegung ihres ganzen Leibes, der Ortsbewegung. Während die Pflanze, wenn auch in ihren Zellen Protoplasmabewegung und Saftströmung stattfindet, doch als Ganzes an die Scholle, auf der sie sich entwickelt, gebunden ist, vermögen die Thiere ihre Lage im Raum zu verändern und zwar nach Belieben durch etwas, dessen Wesen uns unbekannt ist und das wir „Willen" nennen. Als Empfindung bezeichnet man das Bewusstwerden von Veränderungen der Aussenwelt resp. des eigenen Körpers. Das Vermögen der willkürlichen Bewegung und der Empfindung ist das hauptsächlichste Charakteristikum für die Thierwelt. Abgesehen hiervon ist das Nervensystem dasjenige Band, welches alle übrigen Vorgänge des Thierkörpers, die Ernährung, den Stoffwechsel, die Drüsensecretion etc. mit einander verknüpft, ihrer In- und Extensität nach regulirt, und wie es so die Erhaltung des Individuums bedingt, zugleich auch die Fortpflanzung der Individuen, den Fortbestand der Art vermittelt und sichert. Kurz, das Nervensystem ist derjenige Apparat im Thierkörper, der die harmonische Verknüpfung der einzelnen thierischen Functionen zu einem Ganzen herstellt und regelt.

So complicirt sich auch das Nervensystem im Einzelnen darstellt, so sind es doch — wenn wir von der bindegewebigen Stützsubstanz, von den Blut- und Lymphgefässen absehen — im Wesentlichen nur zwei nervöse Formelemente, welche das Ganze zusammensetzen: die Nervenfasern und die Nervenzellen oder Ganglien. Während in den sog. nervösen Centralorganen: Rückenmark und Gehirn, sowie im Sympathicus sich beide neben einander finden, besteht der übrige Theil des Nervenapparats, das sog. periphere Nervensystem meist nur aus Nervenfasern.

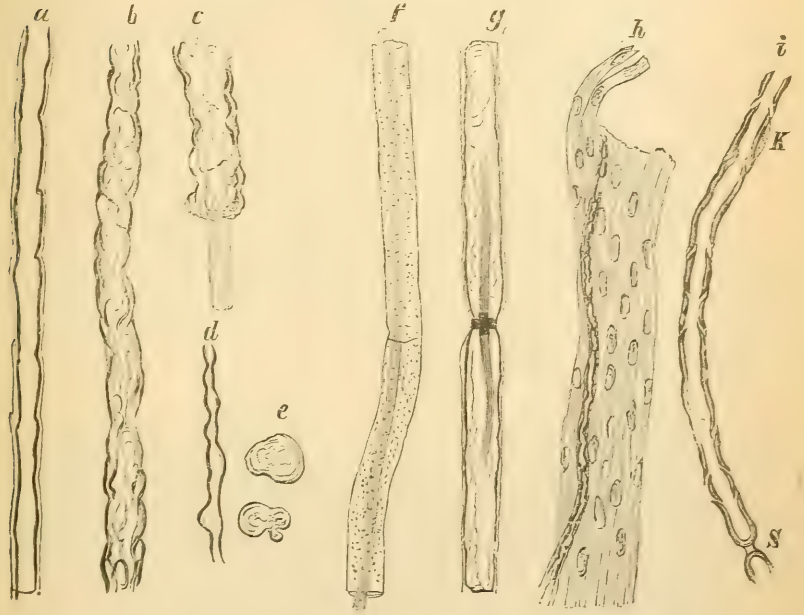
Allgemeine Nervenphysiologie.

Die Nervenfasern, welche in einzelnen sich vielfach verästelnden Strängen den ganzen Körper durchsetzen und das sog. periphere Nervensystem darstellen, bilden die Leitungsbahnen von und nach den bei den höheren Thieren als Rückenmark und Gehirn bezeichneten Centralorganen.

Feinerer Bau der Nervenfasern. Ein jeder Nerv besteht aus Bündeln feiner Fasern, der Nervenprimitivfasern, welche der Länge nach, nicht straff ausgespannt, sondern in lockeren Spiralen wellenförmig neben einander angeordnet sind. Man findet diese wellige Anordnung, auch „Fontana'sche Bänderung" genannt, besonders an Gegenden, wo eine grosse Beweglichkeit ermöglicht ist, sodass auch die Nervenstämme um ein erhebliches Stück sich müssen verlängern können, wenn anders sie nicht durch den Zug oder die Spannung bei den Bewegungen gezerrt werden sollen. Frisch, wo möglich am lebenden Thiere (Zunge des Frosches, Schwanz der Froschlarve) untersucht, erscheinen die Fasern als

blasshelle durchscheinende Fäden, an denen ausser einem einfachen Contour nichts zu unterscheiden ist. Sehr schnell aber ändert sich das Bild, die Faser wird weniger durchsichtig und bekommt einen doppelten Contour (Fig. 34, a); man spricht dann von der „doppeltcontourirten Nervenfaser". Man unterscheidet jetzt die äussere Hülle, die Schwann'sche Scheide oder das Neurilemma von dem darin gelegenen Nerveninhalt. Weiterhin tritt an letzterem eine Art von

Fig. 34.



Nervenfasern.

Gerinnung ein (b), und nun differenzirt sich ein ganz central gelegenes dunkles Band, das nach seinem Entdecker Purkinje den Namen des Axencylinders führt (c, f); zwischen diesem und dem Neurilemm liegt das Nervenmark oder die Markscheide, welche den Axencylinder vollständig umgibt, leicht ein krümliges Aussehen annimmt und an den Schnittenden der Fasern in grossen Tropfen (Myelinkugeln, e) hervorquillt. Der starken Lichtreflexion seitens des Nervenmarks verdanken die Nerven ihr glänzend weisses Aussehen. Unterwirft man Nervenfasern der Verdauung und entfernt aus dem Ungelösten das Myelin durch kochenden Alcohol und Aether, so bleibt noch ein eigenthümliches knorriges, stark lichtbrechendes Gerüst in dem früher vom Nervenmark ausgefüllten Raum übrig, das aus Hornsubstanz (S. 231) besteht und deshalb als „Horngerüst der Markscheide" bezeichnet werden kann (das Neurokeratin von Kühne u. A. Ewald). Es gibt auch Nervenfasern, die nur aus Neurilemm und Axencylinder bestehen (h) und die mangels der Markscheide grau aussehen; man bezeichnet sie deshalb als graue oder, weil sie zumeist im Sympathicus vorkommen, als sympathische Fasern (auch nach ihrem Entdecker als Remak'sche Fasern); ihr Neurilemm trägt zahlreiche längliche Kerne.

Im frischen Nerven soll der Inhalt deshalb als homogen erscheinen, weil Markscheide und Axencylinder dasselbe Brechungsvermögen besitzen; sobald das Nervenmark beim Absterben gerinnt, tritt der Axencylinder deutlich hervor.

Behandlung mit Collodium, Chloroform, Osmiumsäure, Carmin u. a. macht den Axencylinder gut sichtbar, ebenso Behandlung mit sog. $^1/_3$ Alcohol (1 Vol. 96 proc. Alcohol, 2 Vol. Wasser); man beobachtet dann auch von Strecke zu Strecke Einschnürungen, an denen das Mark vollständig fehlt (i bei s). Behandelt man Nerven mit 0,2 proc. Höllensteinlösung, so bilden sich an Stelle der Einschnürungen dunkelbraune Kreuze (wie bei g) „die Ranvier'schen Kreuze". Da zwischen je 2 Kreuzen in der Regel ein Kern sichtbar wird, so betrachtet man diese Einschnürungen als die Grenzen der embryonalen Zellterritorien, aus denen sich der Nerv gebildet hat. Das Mark selbst scheint aus cylindro-konischen, dachziegelförmig einander deckenden Segmenten zusammengesetzt zu sein (die Schmidt-Lanterman'schen Einkerbungen, i).

In den peripheren wie in den centralen Endigungen verliert die Nervenfaser ihre Markscheide und besteht nur aus Neurilemm und Axencylinder, im Rückenmark und im Gehirn kommen endlich selbst nackte Axencylinder, meist in varicöser Form (d), vor. Alles dies macht die Präexistenz des Axencylinders wahrscheinlich.

Die einzelnen Primitivfasern werden durch ein kerntragendes bindegewebiges Gerüst, das Perineurium, zusammengehalten.

Jede einzelne Primitivfaser verläuft unverzweigt von ihrem Austritt aus dem Centralorgan bis zum Muskel. Eine Verästlung entsteht nur dadurch, dass von vielen in einem Nervenstamm parallel neben einander liegenden, nicht anastomosirenden Primitivfasern ein Bündel sich ablöst und seitwärts abtritt. Dieses Abtreten von Fasern

Fig. 35.

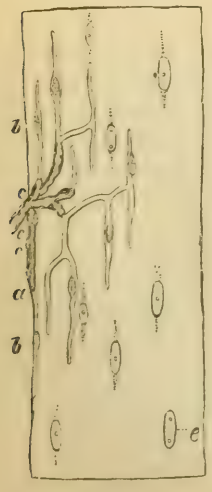
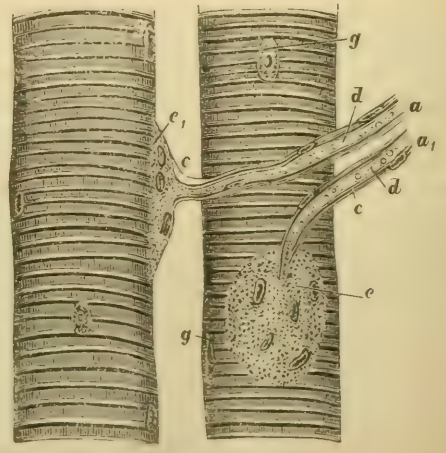


Fig. 36.



Motorische Nervenendigung

beim Frosch. beim Säugethier.

aus dem Nervenbündel kann sich häufiger wiederholen, bis die letzten Aestchen nur aus einer einzigen Primitivfaser bestehen. Wo die sog. Plexusbildung stattfindet, erfolgt nur eine Vertheilung, ein vielseitiger Austausch der Fasern mehrerer Nerven; es können somit die aus einem Plexus heraustretenden Nerven Faserbündel aus verschiedenen eintretenden Nerven besitzen. Kurz vor ihrem Eintritt in die Muskelfaser verliert die Nervenfaser die Markscheide, das Neurilemm setzt sich ohne Unterbrechung in das Sarcolemm (S. 301) fort und bildet hier eine hügelartige Erhebung (Fig. 36), den Doyère'schen Nervenhügel, sodass der Axencylinder allein in die Muskelsubstanz eintritt, um hier nach Kühne's Beobachtungen entweder, wie bei den Amphibien (Fig. 35, die Querstreifung ist der Deutlichkeit wegen fortgelassen), nach zahlreicher Theilung und Verästlung knopfförmig zu enden (die Nervenendknospen b) oder, wie bei den Säugethieren, Vögeln, Reptilien, Insecten, Würmern (Fig. 36), in eine gelappte Platte e und e_1 (Nervenendplatte) sich auszubreiten, welche in eine mit vielen Kernen versehene, innerhalb des gemeinschaftlichen Neuri-Sarcolemms auf der Muskelsubstanz aufliegende Protoplasmamasse eingebettet ist. (In Fig. 36 bedeutet a und a_1 je eine Nervenfaser, c deren Neurilemm und d deren Nervenmark, g die Muskelkerne.) Zu jeder Muskelfaser geht mindestens eine Nervenfaser, häufig sind es ihrer zwei.

Chemie der Nerven. Die Nervensubstanz enthält rund 66 pCt. Wasser, also 34 pCt. feste Stoffe, darunter elastische Substanz, herrührend von dem Neurilemm, reichlich eiweissartige Stoffe, aus denen nach microchemischen Reactionen der Axencylinder fast ausschliesslich zu bestehen scheint. Die Markscheide enthält hauptsächlich Cholestearin und Protagon (S. 277) bezw. die Spaltungsproducte des Protagon: Cerebrin und Lecithin, ferner Neurokeratin (S. 369). Leimgebende Substanz und Fett gehören dem Perineurium und dem Fettgewebe zwischen den Fasern an. Nach Chevallier besteht über $^1/_3$ vom festen Rückstande aus Eiweissstoffen, mehr als $^2/_5$ aus Protagon und $^1/_8$ aus Cholestearin. Anorganische Salze (phosphorsaure Alkalien und Erden, Chlornatrium) finden sich nur zu 0,2 pCt. Die Reaction der Nervenfasern ist neutral oder schwach alkalisch.

Innervation. Schon beim Muskel ward erwähnt, dass derselbe ausser durch die sog. allgemeinen Reize mechanischer, chemischer, thermischer, elektrischer Art auch noch durch einen Reiz in Thätigkeit versetzt wird, der ihm durch den zugehörigen Nerven zugeleitet wird. Es ist dieser Reiz zugleich derjenige, durch welchen in der Regel im lebenden Körper die Muskeln in Contraction gerathen. Den Vorgang, welcher das Nervenrohr entlang läuft und im Muskel die Zuckung auslöst, bezeichnet man, um ihn von anderen Reizen zu unterscheiden, mit dem Namen des Nervenprincips oder der Innervation. Beim Nerven manifestirt sich weder in Form noch im Aussehen ein Unterschied zwischen Ruhe und Thätigkeit; man erkennt die Thätigkeit nur aus dem Verhalten der Endapparate oder „Erfolgsorgane", der

Muskeln, zu denen die betreffenden Nerven treten und die gewissermassen das Reagens auf deren Thätigkeit abgeben.

Aus denselben Gründen wie beim Muskel (S. 303), insbesondere wegen der grösseren Unabhängigkeit von der Blutdurchströmung und des längeren „Ueberlebens" bedient man sich, auch für das Studium der Leistungen der Nerven, des Frosches als Versuchsthier, und zwar entweder des Unterschenkels in Verbindung mit dem N. ischiadicus in dessen ganzer Länge (Schenkelpräparat) oder des Gastrocnemius in Verbindung mit dem Ischiadicus (Nervmuskelpräparat).

Wird der Nerv irgendwo in seinem Verlauf gequetscht, so zuckt der Muskel, ebenso wenn der Nerv mit einem Faden zugeschnürt oder durchschnitten wird. Weiter sieht man ihn zucken, wenn Säuren (verdünnte Essigsäure, Salzsäure) oder conc. Alkalien (Natronlauge) auf den Nerven getupft werden oder endlich, wenn der Nerv mit einem glühenden Draht berührt resp. angebrannt wird. In allen diesen Fällen wird aber der Nerv an den Stellen, wo der Reiz eingewirkt hat, verändert; er verliert, wie man sagt, an diesen Stellen seine Erregbarkeit. Man kann von den betreffenden Stellen aus dann keine Zuckung mehr erhalten, wohl aber, wenn der Reiz eine tiefere Stelle des Nerven, mehr nach dem Muskel zu angreift. Auch auf electrischem Wege kann der Nerv gereizt werden. Setzt man auf irgend eine Stelle des Nerven einen Zinkkupferbogen auf, so zuckt der Muskel; man kann mit dem Bogen den ganzen Nerv entlang gehen und erhält bei jeder Berührung des Nerven immer wieder eine Zuckung.

Gesetz der Continuität der Leitung. Legt man irgend wo im Verlauf des Nerven ein Unterband an und prüft mit dem Zinkkupferbogen, so erhält man von keiner Stelle oberhalb des Unterbandes aus eine Zuckung, vielmehr muss man mit dem Reiz bis unterhalb des Unterbandes hinuntergehen, um wieder eine Zuckung zu erhalten. Von da aus bis zum Muskel tritt bei jeder Berührung des Nerven Zuckung ein. Daraus ist zu schliessen, dass der Nerv, wenn nur eine beschränkte Stelle seines Verlaufs gereizt wird, nicht sofort in seiner ganzen Ausdehnung bis zum Muskel hin in Erregung geräth, sondern die Reizung wirkt zunächst nur auf die Applicationsstelle, und die Erregung pflanzt sich von hier aus den Nerven entlang bis zum Muskel fort. Ist daher irgend wo die Continuität des Faserverlaufs unterbrochen, ist der Nerv durchschnitten, unterbunden oder auch nur in seinem normalen Zustande geschädigt, so ist die Durchgängigkeit der Erregung durch diese Stelle von allen oberhalb angebrachten Reizungen aus unmöglich. Dagegen kann er unterhalb jener veränderten Stelle, also näher dem Muskel durch jeden Reiz, ganz wie normal, in Thätigkeit versetzt werden. Soll also ein Nerv durch seine Reizung eine Muskelzuckung auslösen, so muss er sich auf der ganzen Strecke von der Applicationsstelle des Reizes bis zu seinem Eintritt in den Muskel im normalen unversehrten Zustand befinden.

Gesetz der isolirten Erregung. Als Hauptgesetz gilt, dass

die Primitivfasern, obschon sie innerhalb des Perineurium dicht an einander liegen, physiologisch von einander vollständig isolirt sind, sodass, wenn irgend eine Primitivfaser gereizt wird, die Erregung ausschliesslich auf diese eine Faser beschränkt bleibt, ohne sich auf die daneben gelegenen Fasern zu verbreiten. Diese wichtige Thatsache hat ganz allgemein für alle peripheren Nerven Gültigkeit. Der N. ischiadicus des Frosches theilt sich etwa in der Mitte des Oberschenkels in zwei Zweige, den N. tibialis und N. peroneus. Reizt man nur den letzteren mechanisch oder chemisch, so zucken nur die von diesem versehenen Muskeln, nicht aber der vom Tibialis versorgte M. gastrocnemius. Ebenso zucken auf Reizung eines oder der anderen der drei Rückenmarksnerven, aus welchen sich der Ischiadicus beim Frosch zusammensetzt, immer nur diejenigen Muskeln, die von dem betreffenden Nerven versorgt werden.

Reizarten. Ein jeder mechanische Angriff, gleichviel ob man den Nerven kneipt, zieht, sticht, schneidet, löst eine Zuckung aus. Sehr mannigfaltig sind die chemischen Reize, welche auf den Nerven wirken. Alle diejenigen Methoden, durch welche dem Nerven Wasser entzogen wird, also Austrocknen an der Luft, Einschlagen in Fliesspapier, Auftupfen von conc. Zucker- und Harnstofflösungen, von conc. Neutral- und Alkalisalzen, von conc. Glycerin rufen Zuckung hervor. Ferner wirken reizend die Säuren, die Metallsalzlösungen, die Alkalien, diese schon im verdünnten Zustand, endlich eine Reihe organischer Stoffe: Alcohol, Aether, Phenol u. A. Wir kommen übrigens noch später bei der Irritabilitätsfrage (S. 384) auf die chemischen Reize zurück. Indifferent erweisen sich nur $^3/_4$—1 pCt. NaCl-Lösung und reines (säurefreies) Olivenöl. Zum Studium der thermischen Reize leitet man den Nerven durch einen mit Olivenöl gefüllten Trog und bringt das Oel nach und nach auf die gewünschte Temperatur. Eckhard hat gefunden, dass nur sehr niedrige Temperaturen, unter — 5° C., und sehr hohe, über 45° C., auf den Nerven erregend wirken.

Schickt man einen constanten Strom durch den Nerven, so sieht man meist nur bei Schliessung und Oeffnung des Stromes eine Zuckung auftreten; während der ganzen übrigen Zeit bleibt der Muskel in der Regel in Ruhe. Durch einzelne Inductionsschläge wird der Nerv ebenso wie der Muskel erregt. Man macht von diesem Reiz für die Untersuchung ausgedehnten Gebrauch, ist er doch derjenige, der sich seiner Stärke nach am leichtesten beherrschen lässt (S. 306), und zugleich derjenige, der am wenigsten die Fähigkeit des Nerven, durch Reize thätig zu werden d. h. seine Erregbarkeit beeinträchtigt. Was den Einfluss der Richtung, in welcher der electrische Strom den Nerven durchfliesst, auf die Erregung betrifft, so darf als gesichert gelten, dass der Strom am wirksamsten ist, wenn er den Nerv parallel zu dessen Längsaxe durchsetzt. Ist er dagegen senkrecht auf die Längsaxe des Nerven gerichtet, so ist er unfähig, eine Erregung herbeizuführen.

Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung.

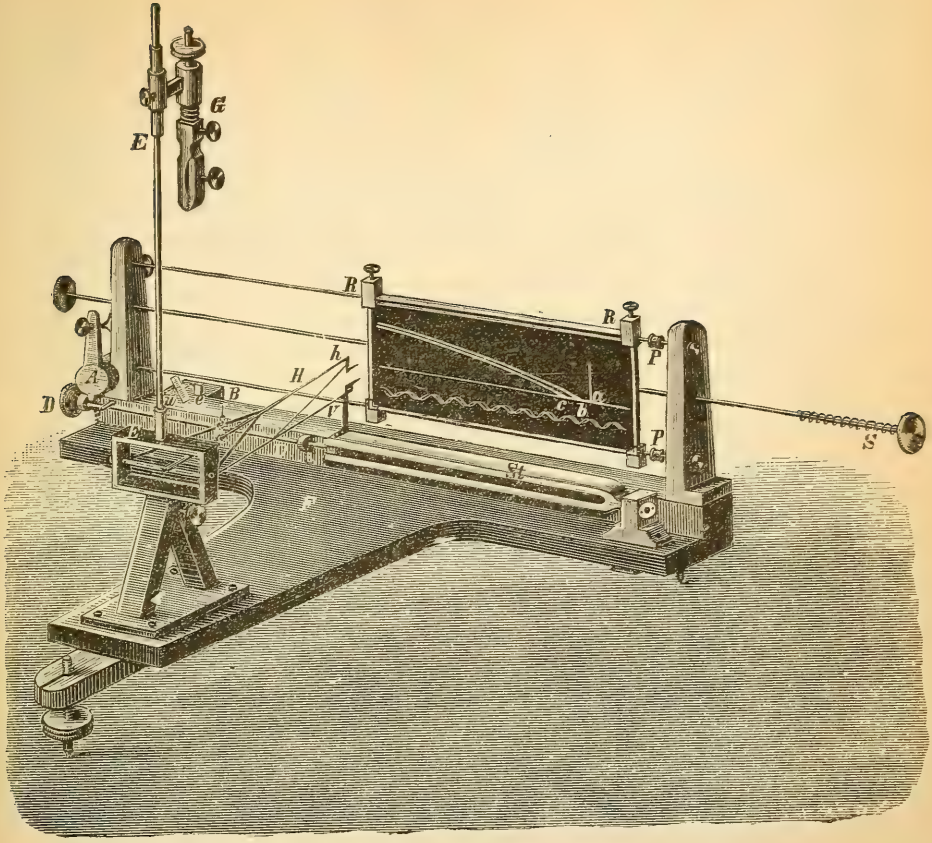
Die Erregung des Nerven pflanzt sich von der direct erregten Stelle den Nerven entlang mit einer verhältnissmässig nur geringen Geschwindigkeit fort. Die Methoden, mittels deren zuerst v. Helmholtz (1850) die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprincips gemessen hat, sind dieselben, welche schon bei der Frage nach dem zeitlichen Verlauf der Muskelzusammenziehung erwähnt worden sind (S. 309).

Führt man bei der Methode der electrischen Zeitmessung nach Pouillet (S. 312, Fig. 27) die Electroden der secundären Spirale, statt direct zu dem Muskel, zu dem mit ihm in Verbindung gelassenen, möglichst hoch hinauf präparirten N. ischiadicus und schaltet dazwischen noch eine Pohl'sche Wippe ein, sodass man durch Umlegen der Wippe bald eine unmittelbar am Muskel gelegene, bald eine davon möglichst weit entfernte Nervenstelle durch einen Oeffnungsinductionsschlag reizen kann und beide Mal den Muskel zur Zuckung bringt, so erhält man zwei verschiedene Zeiten der latenten Reizung d. h. zwei verschiedene, zwischen dem Momente der Erregung und dem Beginne der Muskelverkürzung verfliessende Zeiträume, gemessen durch die Ablenkung der Nadel des Galvanometers. Die Differenz beider so bestimmten Zeiten gibt also die Zeit an, welche das Nervenprincip gebraucht hat, um die Strecke zwischen den beiden gereizten Nervenstellen, das eine Mal nahe dem Rückenmark, das andere Mal nahe dem Muskel zurückzulegen. Da man die Länge des Weges jener Nervenstrecke genau messen kann, so lässt sich daraus die Geschwindigkeit d. h die in 1 Sec. zurückgelegte Weggrösse leicht berechnen.

Zur Prüfung der so gewonnenen Resultate hat v. Helmholtz auch die graphische Methode (S. 309) angewendet. Der Nerv wird hier ebenfalls zweimal hinter einander gereizt, und zwar einmal sehr nahe dem Muskel und dann möglichst weit davon entfernt. Beide Male verzeichnet der Muskel seine Zuckungscurve (Fig. 26, S. 310) auf dem rotirenden Cylinder des Myographion. Diese Curven sind bei gleicher Stärke des Inductionsschlages ganz congruent, nur sind beide in horizontaler Richtung gegen einander verschoben (vergl. die Curven auf der Zeichenplatte RR der Fig. 37), auch wenn im Momente der Reizung des Nerven der Zeichenstift sich genau auf demselben Punkte a der Zeichenplatte befunden hat. Für die dem Muskel nahe Nervenstelle entspricht a b dem Stadium der latenten Reizung, für die möglichst weit entfernte Nervenstelle a c; es misst also b c, der lineare Abstand zwischen den Anfängen beider Curven, die Zeit, welche verflossen ist, während sich das Nervenprincip von der entfernteren Nervenstrecke zu der dem Muskel nahen begeben hat. Ist die Geschwindigkeit des vorbeibewegten Cylinders oder der Schreibplatte bekannt, so lässt sich die absolute Zeit, welche dem linearen Abstand beider Curvenanfänge entspricht, leicht bestimmen, und daraus ergiebt sich, wenn man die Entfernung zwischen beiden gereizten Nervenstrecken misst, die Geschwindigkeit des Nervenprincips.

Für den Froschnerven hat v. Helmholtz die Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu 26—27 Mtr. in der Sec. berechnet. Durch Erniedrigung der Temperatur wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit herabgesetzt, durch Steigerung der Temperatur beschleunigt, daher sie auch bei den Warmblütern (motorischer Nerv des Menschen) höher, zu 30—34 Mtr. in der Sec., gefunden worden ist.

Fig. 37.



Federmyographion von du Bois-Reymond.

Statt des ursprünglichen v. Helmholtz'schen Cylindermyographion bedient man sich besser zu diesen Versuchen des Federmyographion von du Bois-Reymond (Fig. 37). Hier wird nach dem Princip der Kinderflinten die Zeichenplatte durch eine Feder S an dem Zeichenstift h vorbeigeschossen. Zwei ausgespannte Stahldrähte P P bilden die Führung eines Messingrahmens R R, in welchem eine berusste Glasplatte befestigt ist; ein mit dem Rahmen fest verbundener stählerner Stab, der von der zusammendrückbaren Feder S umgeben ist, dient zur Verschiebung des Rahmens. Wird mittels des Stahlstabes der Rahmen nach links, hart bis an die linke verticale Eisensäule geschoben und durch Einspringen des Stechers A in den Stahlstab hier festgehalten, so ist die Feder S stark zusammengedrückt, und zieht man dann den Stecher A ab, so fliegt vermöge der Federkraft die Zeichenplatte mit hinreichender Schnelligkeit die Führung entlang. An dem Rahmen R R ist unten ein Fortsatz, ein „Daumen" angebracht, welcher beim Vorbeifliegen der Platte den Hebel w von der Metallsäule e fortschlägt; zu w und e ist je das eine Ende der Leitung des primären Kreises eines Inductoriums

geführt, in dessen secundären Stromkreis der Nerv eingeschaltet ist. Den Muskel, zu dem dieser Nerv geht, hat man sich in G eingespannt und an dem um eine horizontale Axe drehbaren Hebel H arbeitend zu denken, dessen freies Ende den Zeichenstift h trägt. Auf diese Weise zeichnet der Muskel seine Zuckung auf der Platte selbst auf. In dem Momente, wo die vorbeifliegende Zeichenplatte w von e fortschlägt, wird der primäre Kreis geöffnet, dadurch ein Inductionsschlag ausgelöst, der zum Nerven gehend eine Muskelzuckung zur Folge hat Um die Zeit zu markiren, ist noch eine Stimmgabel St angebracht, deren eine Zinke an ihrem freien Ende eine Zeichenfeder V trägt, welche genau vertical unter dem Zeichenstift h des Muskels stehend die Schwingungen der angeschlagenen Stimmgabel (deren Schwingungszahl bekannt ist) auf der Zeichenplatte aufschreibt. Nun wird in dem Momente, wo infolge Abziehens des Stechers A die Zeichenplatte losfliegt, die Stimmgabel durch den Stab D angeschlagen und zeichnet ihre Schwingungen in Form der auf der Fig. dargestellten unteren wellenförmigen Curve auf. Die Abbildung (Fig. 37) zeigt den eben beendigten Versuch; der Stecher A ist abgezogen, die Wippe w von dem Metallsäulchen e fortgeschlagen, die Platte weit nach rechts geflogen, sodass die Zeichenstifte h und V schon jenseits der Platte stehen. Auf der Platte sieht man zu unterst die wellenförmigen Curven der Stimmgabel, welche die Zeit registriren, darüber die Zuckungscurven: a ist der Moment der Reizung, b der Anfang der Muskelverkürzung bei Reizung der dem Muskel nahen, c bei Reizung der vom Muskel möglichst entfernten Nervenstrecke.

Für den motorischen Nerven des Menschen hat v. Helmholtz die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in der Weise bestimmt, dass er den N. medianus einmal in der Ellenbeuge und dann in der Nähe des Handgelenks reizte und die dadurch bewirkte Verdickung der Muskeln des Daumenballens mittels eines auf sie aufgesetzten Hebels graphisch verzeichnen liess. Behufs Immobilisirung ruhte die Hand der Versuchsperson auf dem Tisch in einem erstarrten Gypsguss.

Uebrigens ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven nicht für alle Punkte seines Verlaufs gleichmässig, sondern nimmt nach H. Munk von der oberen Nervenstrecke nach den dem Muskel näheren ab; es wird also die Erregung bei ihrer Fortpflanzung allmälig verzögert. Diese Verlangsamung rührt wohl daher, dass im Nerven ein Widerstand für die Leitung besteht. Umgekehrt nimmt nach v. Helmholtz die Fortpflanzungsgeschwindigkait mit der Stärke des Reizes zu.

Tetanus. Folgen die Erregungen des Nerven so schnell auf einander, dass der Muskel in den Intervallen zwischen den einzelnen Erregungen nicht Zeit zum Erschlaffen hat, so erhält man eine dauernde Contraction, einen Tetanus. Wir haben schon gelegentlich des Muskeltetanus (S. 305) gesehen, dass etwa 16 Einzelreize in der Sec. genügen, um Tetanus hervorzurufen. Man kann daher einen Muskel in Tetanus versetzen, wenn man durch seinen Nerven die schnell wechselnden Inductionsströme eines Inductoriums hindurchschickt, dessen primäre Spirale durch eine selbstthätige Unterbrechungsvorrichtung nach Art des Wagner'schen Hammers (Fig. 23, S. 306) in häufigem Wechsel unterbrochen wird. Auch zum Tetanisiren des Nerven eignet sich daher der Schlittenmagnetelectromotor (Fig. 24, S. 307) ganz vorzüglich. Um den Nerv vor Vertrocknen zu schützen, leitet man ihn mittels eines Fadens durch eine Glasröhre, in welcher

er auf zwei, etwa 1 Ctm. von einander entfernten Platinringen aufliegt, von denen jeder mit je einem Ende der secundären Spirale des Inductoriums verbunden ist. Diese kleine Vorrichtung heisst „feuchte Reizungsröhre".

Auch durch mechanische Reizung des Nerven kann man Tetanus erzeugen, wenn nur die einzelnen Reize genügend schnell auf einander folgen. Da indess durch den mechanischen Angriff der Nerv an der Applicationsstelle verändert und einer weiteren Erregung von dieser Stelle aus unfähig wird, so muss man den mechanischen Reiz successive auf tiefere, dem Muskel nähere Stellen des Nerven einwirken lassen. Hierzu dient Heidenhain's Tetanomotor. Ein an den verlängerten Anker des Wagner'schen Hammers (Fig. 23, S. 306) angebrachter und dadurch electromagnetisch in Thätigkeit versetzter Elfenbeinklöpfel hämmert auf den darunter in einer Elfenbeinrinne liegenden Nerven eines Schenkelpräparats, der langsam unter ihm fortgezogen wird, sodass immer neue, dem Muskel nähere Partien des Nerven in die Wirkungssphäre des Hammers kommen. Auf diese Weise gelingt es, einen sehr heftigen, dem electrischen ebenbürtigen mechanischen Tetanus hervorzurufen.

Abhängigkeit der Zuckungshöhe von der Intensität der Reizung. Bei dem electrischen Reiz kann man die Stärke oder Intensität variiren, und zwar lässt sich diese für Inductionsschläge durch die Entfernung der secundären Rolle des du Bois'schen Magnetelectromotors von der primären abstufen. Befestigt man an das untere Ende eines fixirten Muskels einen Zeichenstift und brückt den Nerv über Electroden, welche zur secundären Rolle des Inductoriums gehen, so findet man, wenn man die möglichst weit entfernte secundäre Rolle allmälig der primären nähert, einen Punkt, bei dem der Muskel auf den Oeffnungsinductionsschlag eben eine minimale Zuckung ausführt. Je näher man dann mit der secundären Rolle rückt, desto höher sieht man die Zuckungen ausfallen. Es ist also die Zuckungshöhe direct abhängig von der Intensität der Reizung. Bei einer gewissen Stromstärke erhält man eine maximale Zuckung; man ist so an die Grenze der Zuckungshöhe gelangt. Steigert man die Stromstärke noch weiter, so erhält man keine grössere Zuckungshöhe, im Gegentheil sieht man ungeachtet der grösseren Stromstärke die Zuckungshöhen abnehmen; man sagt dann: der Nerv ermüdet oder büsst an Erregbarkeit ein. Gleichwie die Höhe der Einzelzuckung, ist auch die Höhe des Tetanus von der Intensität der Reizung direct abhängig.

Erregbarkeit des Nerven. Unter Erregbarkeit versteht man die Fähigkeit des Nerven, durch Reize angesprochen zu werden d. h. in dem von ihm versorgten Muskel eine Zuckung auszulösen. Die Erregbarkeit ist um so grösser, je kleiner der Reiz zu sein braucht, um den Nerven in Thätigkeit zu versetzen, und um so kleiner, je stärker der Reiz sein muss, um eine Muskelzuckung auszulösen. Um die Erregbarkeit zu bestimmen, verfährt man am besten so, dass man diejenige Entfernung der secundären Rolle des Inductoriums von der

primären aufsucht, bei welcher der Oeffnungsinductionsschlag eben eine minimale Zuckung auslöst (Methode der minimalen Reize). Prüft man so die Erregbarkeit eines frischen Nerven an verschiedenen Strecken seines Verlaufs, so findet man nach Pflüger's Entdeckung, dass die Erregbarkeit in den oberen Partien des Nerven grösser ist als in den unteren, oder mit anderen Worten: um von Stellen des Nerven aus, die vom Muskel weiter entfernt sind, eine minimale Zuckung zu erhalten, bedarf es geringerer Stromstärken als für die dem Muskel näheren Stellen. Wenn man nun nach einiger Zeit wieder die örtliche Erregbarkeit des Nerven bestimmt, so zeigt es sich, dass die Erregbarkeit zunächst am oberen Ende sich ändert, und zwar nimmt sie allmälig ab und erlischt schliesslich ganz, sodass selbst die stärksten Inductionsschläge keine Zuckung mehr auszulösen vermögen. Man bezeichnet dieses Verhalten der Nervenstrecke als „Absterben". Allmälig setzt sich das Absterben nach unten, nach dem Muskel hin fort, schliesslich erhält man von keinem Punkte des Nerven aus mehr Zuckung, wohl aber noch vom Muskel aus, weil dieser später abstirbt, leistungsunfähig wird, als der Nerv. Die Thatsache, dass der Nerv vom Centrum oder besser von der Schnittfläche nach der Peripherie hin abstirbt, nennt man auch das Valli-Ritter'sche Gesetz. Aber bei diesem Absterben tritt noch die bemerkenswerthe Erscheinung auf, dass die Erregbarkeit der absterbenden Stelle nicht allmälig von ihrer ursprünglichen Höhe bis auf Null herabsinkt, vielmehr geht dem Sinken noch ein Ansteigen der Erregbarkeit bis auf ein Maximum voraus, das erheblich die Erregbarkeitsgrösse der oberen, am weitesten entfernten Strecke des frischen, eben ausgeschnittenen Nerven übertrifft. Man kann nun nach Heidenhain jede Stelle des Nerven sofort in höhere Erregbarkeit versetzen, dadurch dass man oberhalb derselben einen neuen Querschnitt durch den Nerven anlegt. Die Geschwindigkeit des Absterbens und der damit verbundenen Veränderungen der Erregbarkeit ist ganz besonders von der Temperatur abhängig. Bei 44° C. stirbt der Nerv schon in ca. 15 Minuten ab, bei 75° C. in wenigen Stunden, bei mittlerer Zimmertemperatur und in feuchter Luft können die dem Muskel nahen Partien eines mit dem M. gastrocnemius verbundenen N. ischiadicus 1—5 Tage lang erregbar bleiben.

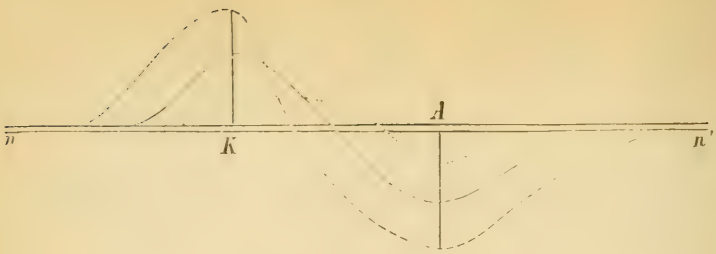
Ermüdung. Wie beim thätigen Muskel (S. 319), so tritt auch beim erregten Nerven ein Sinken der Erregbarkeit ein; man sagt dann: der Nerv ist ermüdet. Tetanisirt man einen Nerven mehrmals hinter einander electrisch, so sieht man den Muskeltetanus immer weniger ausgiebig und von kürzerer Dauer werden; schliesslich bleibt jede Wirkung aus. Gönnt man dem Nerv dann einige Zeit Ruhe, so kann er sich erholen und wieder leistungsfähig werden. Es ist also auch für den Nerven ein passender Wechsel zwischen Ruhe und Thätigkeit zur Erhaltung seiner Erregbarkeit erforderlich. Indess ist es hier nicht so sicher ausgemacht, wie beim Muskel, ob die Ermüdung und Erholung mit chemischer Zersetzung von Stoffen und mit Restitution der verbrauchten Stoffe Hand in Hand geht. Ein Unter-

schied in der chemischen Zusammensetzung des ruhenden und erregten Nerven ist bisher nicht zu constatiren gewesen; auch eine aus den chemischen Processen resultirende Wärmebildung ist für den Nerven nicht sicher nachgewiesen. Höchst wahrscheinlich sind beide, die chemische Umsetzung und die Wärmebildung, von so geringer Grösse, dass sie der Bestimmung mittels unserer gegenwärtigen Hilfsmittel entgehen.

Nervendegeneration. Die Erregbarkeit des Nerven ist ferner abhängig von seiner normalen Ernährung, daher ein ausgeschnittener Nerv sehr schnell seine Erregbarkeit einbüsst, ferner von seinem Zusammenhange mit dem zugehörigen nervösen Centralorgan. Durchschneidet man z. B. einen motorischen Nervenstamm, so wird das periphere Ende, bei Säugethieren schon innerhalb 4—6 Tagen, bei Kaltblütern beträchtlich später, unerregbar. Mit der Herabsetzung der physiologischen Leistungsfähigkeit geht eine anatomische Veränderung, die sog. fettige Degeneration des abgetrennten peripheren Endes Hand in Hand, welche den Nerveninhalt befällt. Bei nicht zu weitem Auseinanderstehen des centralen, keine besondere Veränderung zeigenden und des peripheren Stumpfes kann Verheilung unter vollständiger Regeneration der Nervenfasern eintreten, und dann kehrt auch die Functionsfähigkeit derselben zurück. Alle chemischen Agentien und mechanischen Insulte, die wir bei den Reizen abgehandelt haben, vernichten auch die Erregbarkeit des Nerven. Destillirtes Wasser macht den Nerven schnell unerregbar; nur Kochsalzlösung von 0,6—1 pCt. beeinträchtigt die Erregbarkeit möglichst wenig.

Electrotonus. Eine ganz besonders interessante Veränderung der Erregbarkeit des Nerven bedingen die constanten Ströme. Bekanntlich bezeichnet man nach Faraday die positive Electrode, also diejenige, durch welche der Strom eintritt, als Anode, die negative Electrode, durch welche der Strom austritt, als Kathode und den veränderten Zustand, in den die vom Strom durchsetzte Materie geräth, als Electrotonus. Die Bezeichnungen werden auf den Nerven übertragen. Für den sog. physiologischen Electrotonus des Nerven hat nun Pflüger folgendes Gesetz aufgestellt: Jeder den motorischen Nerven durchfliessende constante Strom stellt an der Anode Verminderung der Erregbarkeit, Anelectrotonus, dagegen an der Kathode Erhöhung der Erregbarkeit, Katelectrotonus her. Diese Erregbarkeitsveränderungen sind am stärksten in unmittelbarer Nähe der Anode resp. Kathode und nehmen von beiden nach oben und nach unten zu allmälig ab. Auf der innerhalb der Electroden gelegenen, vom Strom durchflossenen, intrapolaren Strecke besteht ebenfalls in der Nähe der Anode Anelectrotonus, in der Nähe der Kathode Katelectrotonus, und beide nehmen nach der Mitte zu allmälig ab bis zu einem Nullpunkt, der auch Indifferenzpunkt heisst. Je stärker der constante Strom ist, der auch der polarisirende oder electrotonisirende heisst, desto weiter dehnen sich die Erregbarkeitsveränderungen über die Electroden hinaus, extrapolar aus. Auf der intrapolaren Strecke rückt der Indifferenzpunkt bei starken Strömen nach der Kathode,

Fig. 38.



Erregbarkeitsänderung im Electrotonus.

bei schwachen Strömen nach der Anode hin. Verzeichnet man (Fig. 38) auf den Nerven (nn_1) als Abscissenaxe die einem jeden Punkte desselben entsprechende Erregbarkeitsgrösse als Ordinate, und zwar (bei A liegt die Anode, bei K die Kathode, der Strom durchsetzt also den Nerven in der Richtung von A nach K) den Erregbarkeitszuwachs im Katelectrotonus als positive, die Erregbarkeitsverminderung im Anelectrotonus als negative Ordinate und verbindet die Enden dieser Ordinaten, so erhält man für die einzelnen Stromstärken die Curven der Erregbarkeitsveränderung im Electrotonus. Die gestrichelte Curve entspricht der grössten, die ausgezogene Curve der mittleren, die punktirte Curve einer geringen Stromstärke. Man bezeichnet diesen Electrotonus zum Unterschied von einer anderen durch den constanten Strom bewirkten Veränderung auch wohl als „physiologischen Electrotonus".

Durch den Versuch kann man sich von diesen Erregbarkeitsänderungen einfach so überzeugen, dass man die Enden der secundären Spirale des Inductoriums zu einer dem Muskel näheren Stelle des Nerven führt und diejenige Entfernung der secundären von der primären Spirale aufsucht, bei welcher der Muskel eben zu zucken anfängt (Methode der minimalen Reize). Schickt man nun durch eine höher gelegene Nervenstrecke einen constanten Strom in der Richtung vom oberen Ende des Nerven zum unteren „absteigender Strom", so geräth die extrapolare Strecke, auf welche der Inductionsreiz wirkt, in Katelectrotonus, und demgemäss sieht man die Zuckungshöhe beträchtlich zunehmen. Nähert man umgekehrt die secundäre Spirale des Inductoriums der primären so weit, dass eine maximale Zuckung ausgelöst wird, und wendet man nun den constanten Strom, sodass er den Nerven in der Richtung von unten nach oben durchsetzt „aufsteigender Strom", so geräth die extrapolare Strecke in Anelectrotonus, und als Folge davon nimmt die Zuckungshöhe beträchtlich ab. In analoger Weise lassen sich die Erregbarkeitsveränderungen für die intrapolare Strecke darthun.

Ist der durch den Nerven geschickte constante Strom von sehr grosser Intensität, so erfolgt, wie Pflüger und v. Bezold gezeigt haben, in der in Anelectrotonus versetzten Strecke, ausser der Erregbarkeitsverminderung, noch eine Herabsetzung der Leitungfähigkeit,

ja es kann unter Umständen die anelectrotonisirte Strecke sogar vollkommen leitungsunfähig werden.

Die durch den Electrotonus veränderte Erregbarkeit kehrt nach dem Oeffnen des Stromes nicht sofort zu ihrem ursprünglichen Werth zurück, sondern es tritt erst eine Erregbarkeitsveränderung im entgegengesetzten Sinne auf, die man zum Unterschied von der electrotonischen als „Modification der Erregbarkeit" bezeichnet. Die anelectrotonische Strecke zeigt zunächst eine gesteigerte (positive Modification), die katelectrotonische eine herabgesetzte Erregbarkeit (negative Modification). Diese Modificationen bestehen in der Regel nur für Bruchtheile einer Secunde; sie halten um so länger an, je stärker der Strom und je länger seine Dauer war. Bestehen sie längere Zeit, so kann der Wechsel der Erregbarkeitszustände, ihr Umschlagen bei der Oeffnung des Stromes zu einer Erregung des Nerven führen, wie bei dem sogenannten Oeffnungstetanus oder Ritter'schen Tetanus.

Erregung der Nerven durch den constanten Strom. Lässt man constante Ströme durch den Nerv gehen, so sind die Erscheinungen, die sich dabei beim Schluss, während der Dauer und beim Oeffnen des Stromes zeigen, verschieden je nach der Richtung des Stromes, ob auf- oder absteigend, und je nach der Stärke des Stromes. Auf- und absteigende Ströme geben, wenn sie schwach sind, stets nur Schliessungszuckung. Verstärkt man den Strom, so treten allmälig auch die Oeffnungszuckungen auf, die weiterhin den Schliessungszuckungen an Stärke gleich werden. Verstärkt man den Strom noch weiter, so werden für den aufsteigenden Strom die Schliessungszuckungen, für den absteigenden Strom die Oeffnungszuckungen schwächer, und schliesslich findet man eine Stromstärke, bei welcher man Zuckung nur bei Schliessung des absteigenden und nur bei Oeffnung des aufsteigenden Stromes erhält. Es ergibt sich so nach Pflüger als Zuckungsgesetz für den constanten Strom (es bedeutet ↑ aufsteigender, ↓ absteigender Strom, S Schliessung, O Oeffnung, Z Zuckung, R Ruhe):

Stromrichtung.	Schwacher Strom.	Mittelstarker Strom.	Starker Strom.
↓	S. Z. O. R.	S. Z. O. Z.	S. Z. O. R.
↑	S. Z. O. R.	S. Z. O. Z	S. R. O. Z.

Aus den electrotonischen Veränderungen lässt sich die Erklärung für das Zuckungsgesetz ableiten, wenn man noch mit Pflueger die Hypothese zu Hilfe nimmt, dass nur das Entstehen des Katelectrotonus und das Verschwinden des Anelectrotonus als Reiz wirkt, und zwar ersteres in stärkerem Grade als letzteres.

Schwache Ströme geben deshalb nur Schliessungszuckung, weil das Entstehen des Katelectrotonus bei dieser Stromdichte eben noch als Reiz wirkt, nicht aber der beim Oeffnen verschwindende Anelectrotonus, der ja schwächer als der Katelectrotonus ist. Bei mittelstarken Strömen genügt die Stärke des Katelectrotonus und des Anelectrotonus, um sowohl Oeffnungs- als Schliessungszuckungen hervorzurufen. Bei starkem aufsteigenden Strom herrscht in der nach dem Muskel zu gelegenen Nervenstrecke Anelectrotonus, der bei der Stärke des Stroms zugleich mit Leitungsunfähigkeit dieser Strecke verbunden ist, sodass die von dem Entstehen des Katelectrotonus ausgehende Erregung der oberhalb gelegenen Nervenstrecke sich durch die leitungsunfähige untere Strecke nicht bis zum Muskel fortpflanzen kann, daher das Fehlen der Schliessungszuckung bei aufsteigendem Strom. Bei der Oeffnung des Stroms wirkt das Verschwinden des Anelectrotonus erregend. Das Gleiche ist der Fall beim Schliessen des absteigenden starken Stroms. Dagegen fehlt die Oeffnungszuckung, weil nach dem Oeffnen eines so starken Stroms die jenseits der Kathode gelegene untere Nervenstrecke in die starke negative Modification übergeht, die ebenfalls wie bei starkem Anelectrotonus mit Herabsetzung der Leitungsfähigkeit verbunden ist, sodass die von der oberen Nervenstrecke, wo der Anelectrotonus verschwindet, herkommende Erregung an ihrer Fortpflanzung durch die untere Strecke des Nerven gehemmt ist. Dass in der That das Verschwinden des Anelectrotonus als Reiz wirkt, hat Pflueger mit Hilfe des Ritter'schen Oeffnungstetanus (S. 381) bewiesen. Wir haben schon gesehen, dass, wenn man den constanten Strom längere Zeit durch eine lange Nervenstrecke geschlossen lässt, dann die Oeffnungszuckung in Tetanus ausartet. Bei einem Strom in aufsteigender Richtung herrscht in der Strecke nach dem Muskel zu Anelectrotonus; durchschneidet man nun den Nerven in der intrapolaren Strecke, zwischen den Electroden, so bleibt der Tetanus unverändert bestehen; das Verschwinden des Anelectrotonus erfolgt hier an dem mit dem Muskel noch verbundenen Nervenstück. Durchschneidet man bei absteigendem Strom den Nerv intrapolar, so kommt der Muskel auf der Stelle zur Ruhe, weil hier diejenige Strecke, in welcher der Anelectrotonus verschwindet d. h. die obere central gelegene, vom Muskel abgetrennt ist.

Allgemeines Gesetz der Nervenerregung. Die electrotonischen Erscheinungen und ihre Beziehungen zum Zuckungsgesetz zeigen klar, was die anderen Reizarten schon wahrscheinlich gemacht haben, dass jede Erregung des Nerven durch Veränderung seines Zustandes zu Stande kommt; je schneller diese Veränderungen vor sich gehen, desto leichter wird der Nerv erregt. Besonders scharf lässt sich dies für den electrischen Reiz nachweisen. Jede Veränderung eines den Nerven durchfliessenden electrischen Stromes kann den Nerven erregen, wenn sie stark genug ist und mit genügender Geschwindigkeit vor sich geht. Wie alle Wirkungen strömender Electricität, ist auch die auf den Nerven nicht der Stromesintensität (J) proportional d. h. derjenigen Electricitätsmenge, welche in der Zeiteinheit durch jeden gegebenen Querschnitt des Leiters strömt, vielmehr dem Quotienten aus dem Querschnitt des Nerven in die Intensität, der sog. Stromdichte $\left(D = \frac{J}{Q}\right)$ proportional. Es ist, wie das

zuerst du Bois-Reymond ausgesprochen hat, nicht der absolute Werth der Stromdichte in jedem Augenblick, auf den der (Bewegungs-) Nerv mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblick zum anderen, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen oder je grösser sie in der Zeiteinheit waren. Danach wird es auch verständlich, warum die kurzdauernden Inductionsströme sich besonders zur Nervenerregung eignen, und zwar Oeffnungsinductionsschläge noch besser als Schliessungsinductionsschläge, und das erklärt sich daraus, dass der zeitliche Verlauf beider ein ganz verschiedener ist. Es steigt nämlich der Schliessungsinductionsstrom langsam auf seine Höhe an und fällt ebenso langsam wieder ab, der Oeffnungsinductionsstrom dagegen erreicht sehr schnell seine volle Stärke und hört eben so schnell auf.

Nunmehr wird auch eine Erscheinung verständlich, die man als secundäre Zuckung bezeichnet. Legt man auf ein Schenkel- oder Nervmuskelpräparat A den Nerven eines zweiten Gastrocnemius B so, dass ein Theil des Nerven B die Sehne und ein anderer die Muskelfaserfläche von A berührt, so stellt der Nerv von B den ableitenden Bogen dar, welcher negativen Querschnitt und positiven Längsschnitt des Muskels von A verbindet, daher geht ein Strom (S. 327) durch den Nerven. Das Einbrechen dieses Stromes in den Nerven von B beim Anlegen desselben an den Muskel von A kann als Reiz wirken und eine Zuckung im Muskel B hervorrufen; es ist dies die von Volta beobachtete Zuckung ohne Metalle. Bringt man nun durch Reizung des Nerven den Muskel A zur Zuckung, so zuckt auch der Muskel von B, der Muskelstrom von A erleidet bei der Zuckung eine negative Schwankung (S. 329), diese Schwankung erfolgt auch in dem vom Nerven B dargestellten ableitenden Bogen, und infolge dieser plötzlichen Verminderung der Stromdichte im Nerven von B zuckt auch der zugehörige Muskel. Tetanisirt man den Nerven von A, so geräth auch der Muskel von B in secundären Tetanus. Daraus geht unter Berücksichtigung des eben entwickelten allgemeinen Gesetzes der Nervenerregung hervor, dass in dem tetanisirten Muskel schnell aufeinander folgende Schwankungen seiner electrischen Wirksamkeit erfolgen, denn nur durch solche Schwankungen der Stromstärke kann im Nerven von B eine tetanisirende Reizung zu Stande kommen: es ist dies zugleich ein weiterer Beweis dafür, dass der Muskel beim Tetanus in fortwährender innerer Bewegung begriffen ist (S. 315).

Das allgemeine Gesetz der Nervenerregung gilt auch für die nicht electrische Erregung. Man ist im Stande durch einen ganz allmälig gesteigerten Druck auf den Nerven z. B. durch Umschnüren mit einer feuchten Fadenschlinge, die man langsam zuzieht, den Nerv zu zerquetschen, ohne dass Muskelzuckung folgt, während jede plötzliche Quetschung, wie wir gesehen haben, eine Erregung zur Folge hat. Umgekehrt kann auch auf einen sehr starken mechanischen Eingriff,

wenn dieser ausserordentlich schnell zur Wirkung gelangt, jede Erregung ausbleiben, so z. B. wenn man den auf einer festen Unterlage fixirten Nerven mit einem kräftigen Hammerschlag zermalmt. Ganz Aehnliches sieht man auch bei der chemischen und thermischen Reizung. Demnach ergibt sich als allgemeines Gesetz der Nervenerregung: Die Erregung eines Nerven kommt zu Stande, sobald eine Aenderung seines (wahrscheinlich molecularen) Zustandes mit hinreichender Schnelligkeit herbeigeführt wird.

Directe und indirecte Reizung. Es bleibt noch zu erörtern, welches ist der Unterschied zwischen der Reizung des Muskels selbst (directe oder unmittelbare Reizung) und seiner Reizung vom Nerven aus (indirecte oder mittelbare Reizung). Rosenthal hat gezeigt, dass man vom Nerven aus schon eine Zuckung erhält bei einer Stromdichte, die auf den Muskel selbst wirkend denselben noch in Ruhe lässt, oder mit anderen Worten: der Nerv hat eine höhere specifische Erregbarkeit als der Muskel. Dagegen bewahrt der Muskel seine Leistungsfähigkeit viel länger als der Nerv, sodass zu einer Zeit, wo von keinem Punkte des Nerven aus mehr Zuckung zu erhalten ist, der Muskel noch bei directer Reizung zuckt; im Allgemeinen ist dies beim Absterben sogar regelmässig der Fall.

Muskelirritabilität. Ist der Muskel reizbar nur vom Nerven aus, oder gibt es, wie dies zuerst Haller vor mehr als 100 Jahren ausgesprochen hat, eine specifische Muskelirritabilität? Infolge des Vorhandenseins intramusculärer Nervenfasern ist es schwierig zu entscheiden, ob ein direct auf den Muskel applicirter Reiz auf diesen selbst oder auf jene einwirkt. Kühne, der sich in neuerer Zeit eingehend mit der Frage beschäftigt hat, entscheidet sich für das Bestehen einer Muskelirritabilität. Einmal hat er chemische Reize gefunden, welche nur den Muskel und in gewisser Verdünnung resp. überhaupt nicht den Nerven erregen. Ammoniak ist ein überaus heftiger Muskelreiz, sodass schon die Spuren von Ammoniak, die im Tabakrauch enthalten sind, den Muskel in fortwährende Zuckungen versetzen. Dagegen ist der Nerv gegen Ammoniak durchaus unempfindlich; selbst in der stärksten Ammoniakflüssigkeit stirbt er, wie Harless gezeigt hat, ab, ohne eine Zuckung hervorzurufen. Conc. Milchsäure und conc. Glycerin bringen, auf den Nerven wirkend, einen heftigen Tetanus hervor, während der Muskel durch diese Stoffe nicht erregt wird. Ferner hat Kühne gezeigt, dass auf die nervenfreien oberen und unteren Enden des M. sartorius vom Frosch jene Nervenreize nicht wirken, wohl aber die Muskelreize. Vom Curare (südamerikanisches Pfeilgift) ist es erwiesen, dass es nur auf die intramusculären Nervenenden lähmend wirkt; nun kann man aber einen durch Curarevergiftung entnervten Muskel durch Reize jeder Art zur Zusammenziehung bringen. Für die directe Muskelreizbarkeit spricht endlich auch die Erscheinung, dass heftige mechanische Reizung des Muskels z. B. ein Schlag auf die Gegend des M. deltoides deutliche locale Contraction (Wulstbildung) bewirkt (Schiff's „idiomusculäre Contraction").

Electrische Erscheinungen. Nach den Untersuchungen von du Bois-Reymond sind die Gesetze des Stromes des ruhenden Nerven

die nämlichen, wie die des Stromes der ruhenden Muskeln (S. 327). Legt man an dem Nerven zwei Querschnitte an, so findet man, dass diese sich gleichartig verhalten; dagegen verhält sich jeder Punkt des natürlichen Längsschnittes am Nervenstück zwischen den beiden Querschnitten stark positiv gegen jeden Punkt des Querschnittes. Zwei symmetrisch, gleichweit von der Mitte, dem Aequator, des Nerven gelegene Punkte des Längsschnittes verhalten sich gleichartig, zwei unsymmetrische, ungleichweit vom Aequator gelegene Punkte verhalten sich electromotorisch ungleichartig. Es sind also die Nerven am Längsschnitt positiv, am Querschnitt negativ electrisch; die grösste positive Spannung herrscht in der Mitte des Längsschnittes, am Aequator.

Die Abhängigkeit der electromotorischen Kraft von den Lebenseigenschaften, von der Erregbarkeit des Nerven besteht in gleicher Weise, wie beim Muskel. Schon das kleinste Nervenstückchen zeigt electromotorische Wirksamkeit, sofern es nur Längs- und Querschnitt besitzt. Dagegen zeigt der abgestorbene todte Nerv keine gesetzmässigen electrischen Erscheinungen. Alle Nerven, gleichviel welches ihre physiologische Function ist, zeigen den Strom und ebenso auch die Nerven aller Thiere in vollständig übereinstimmender Gesetzmässigkeit.

Die electromotorische Kraft des Nerven ist aller Wahrscheinlichkeit nach grösser als die des Muskels; die des Ischiadicus vom Frosch beträgt bei wirksamster Anordnung $^1/_{30}$ Daniell (d. h. den 50. Theil der electromotorischen Kraft eines Daniell'schen Elementes), die des achtmal so dicken M. cutaneus femoris vom Frosch nur ebenso viel. Von den dicken Oberschenkelmuskeln des Frosches erhält man bei starker Anordnung einen Strom $= {}^1/_{20} - {}^1/_{12}$ Daniell.

Temperaturen über 2° C. erhöhen nach Steiner die electromotorische Kraft des Froschnerven, die zwischen 14 und 25° C. ihr Maximum erreicht, um dann wieder zu sinken.

Electrotonus. Wird ein Nerv, dem an Längs- und Querschnitt ein zum Galvanometer ableitender Bogen anliegt, von einem constanten Strom durchflossen, so zeigt sich eine neben der früher besprochenen Erregbarkeitsänderung (S. 379) verlaufende Aenderung in dem electrischen Verhalten des Nerven. Man bezeichnet die erstere auch wohl als physiologischen Electrotonus, die letztere als physikalischen Electrotonus. Alle Stellen des Nerven zu Seiten der Anode werden positiver, alle Stellen zu Seiten der Kathode negativer, als sie vorher waren. Es entsteht so ein Zuwachsstrom, der sich zu dem ursprünglichen Nervenstrom hinzuaddirend denselben je nachdem verstärkt oder schwächt. Die electrotonische Spannungsänderung ist unabhängig von der Grösse des ruhenden Nervenstroms; sie erscheint auch dann, wenn, wie beim Anlegen des ableitenden Bogens an zwei symmetrische Punkte, kein Nervenstrom vorhanden ist. Da Zerschneiden oder Unterbinden des Nerven zwischen der Anode und Kathode die Spannungsänderung nicht zur Erscheinung kommen lässt, so kann es sich dabei nicht etwa um das Einbrechen von Strom-

schleifen des electrotonisirenden Stromes aus der intrapolaren Strecke in den Galvanometerkreis handeln.

Als „secundäre Zuckung vom Nerven aus“ (zur Unterscheidung von der secundären Zuckung an sich [S. 383]) bezeichnet man die Erscheinung, dass ein Nervmuskelpräparat, dessen Nerv A an einen zweiten muskelfreien Nerv B angelegt ist, zuckt, sobald durch letzteren ein constanter Strom geschickt wird, obwohl doch zwischen beiden eine Continuität der Leitung nicht besteht. Es erklärt sich dies so. Der vom Strom durchflossene Nerv B geräth in den Electrotonus; die dadurch hervorgerufene Spannungsänderung bedingt in dem ihm angelegten und den ableitenden Bogen darstellenden Nerven A eine plötzliche Veränderung der Stromdichte, daher die Zuckung des Muskels von A. In ähnlicher Weise ist die Erscheinung zu deuten, welche man als paradoxe Zuckung bezeichnet. Reizt man von den beiden Aesten des Ischiadicus nur den Tibialis durch einen constanten Strom, so zuckt bei Oeffnung und Schliessung des Stromkreises auch die vom Peroneus versehene Muskulatur. Der im Tibialis entstehende Strom des electrotonischen Zuwachses reizt durch sein plötzliches Einbrechen in den Ischiadicusstamm auch die in ihm vorhandenen Fasern des Peroneuszweiges, daher die Zuckung der von letzterem innervirten Muskulatur. Für den electrischen Reiz erleidet somit das Gesetz der isolirten Erregung (S. 372) eine, allerdings nur scheinbare Ausnahme.

Strom des thätigen Nerven. Leitet man den Nerven an Längs- und Querschnitt ab und bringt ihn dann durch irgend einen Reiz zur Thätigkeit, so sieht man nach der Entdeckung von du Bois-Reymond den Strom schwächer werden. Es ist hierbei gleichgültig, ob die tetanisirende Wirkung durch electrische Reizung (Inductionsströme) oder durch mechanische (Heidenhain's Tetanomotor [S. 377]) oder endlich durch chemische Reizung (conc. Glycerin) hervorgerufen wird, stets beobachtet man eine Abnahme des ruhenden Nervenstroms. Diese kann unter Umständen so stark sein, dass der Strom unter die Abscisse des ruhenden Nervenstroms absinkt d. h. dass der Strom nunmehr von entgegengesetzter Richtung wird, als der des ruhenden Nerven. Es ist diese Erscheinung der Abnahme, der Schwächung des Stromes analog der negativen Schwankung des Muskelstromes bei der Thätigkeit, und man bezeichnet sie daher auch als die negative Schwankung des Nervenstromes. Wir haben hierin das einzige Anzeichen für innere Vorgänge im Nerven während der Thätigkeit (S. 378), während wir abgesehen hiervon zur Erkennung der letzteren den Nerven in Verbindung mit dem Muskel lassen müssen. Die sog. negative Schwankung besagt nur, dass die electrischen Spannungsdifferenzen im Nerven bei seiner Thätigkeit abnehmen.

Ist die negative Schwankung des Nervenstromes wirklich das Anzeichen der sich fortpflanzenden Innervationswelle, die negative Schwankung des Muskelstromes das Anzeichen der sich fortpflanzenden Contractionswelle, so müssen jedesmal negative Stromschwankung und Innervationswelle zeitlich zusammenfallen. Es muss also die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprincips, wie sie sich durch Erregung des Muskels zur Zusammenziehung kundgibt, mit der Fortpflanzung

des Nervenprincips, wie sie sich durch die negative Stromschwankung kundgibt, zusammenfallen. J. Bernstein ist es gelungen, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung zu etwa 28 Mtr. in der Sec. zu bestimmen, ein Werth, der genügend mit demjenigen übereinstimmt, der für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprincips gefunden worden ist (S. 374). Aus dieser Uebereinstimmung darf wohl geschlossen werden, dass negative Schwankung und Erregung des Nerven zwei innig mit einander verbundene Vorgänge sind.

Doppelsinniges Leitungsvermögen. Die Erscheinung der negativen Schwankung hat du Bois-Reymond zur Entscheidung der Frage benutzt, ob sich die Innervation im Nerven nur in der einen Richtung, also beim motorischen Nerven in der Richtung von der Reizstelle zum Muskel hin oder ob die Erregung, die an einer Nervenstelle stattfindet, sich nach beiden Enden des Nerven zu bewegt, ob also ein doppelsinniges Leitungsvermögen der Nerven besteht. Offenbar kann der einfache Versuch darüber nichts aussagen, denn selbst wenn bei Reizung eines motorischen Nerven die Erregung sich auch nach dem Centrum fortpflanzte, so fehlt es dort gewissermassen an einem Endorgan, das die Wirkung der stattfindenden Erregung zur Anschauung bringen könnte. Philipeaux und Vulpian durchschnitten nach einem zuerst von Bidder versuchten Verfahren beim Hunde zwei am Halse in der Nähe von einander verlaufende Nerven, den N. hypoglossus, den Bewegungsnerv der Zunge und den N. lingualis, den Gefühlsnerv für die Zunge, und vernähten den centralen Stumpf des Lingualis mit dem peripheren des Hypoglossus, während die beiden anderen Nervenenden auf eine lange Strecke ausgeschnitten wurden. Es verwuchs so der periphere Stumpf des Hypoglossus mit dem centralen des Lingualis. Durch Reizung des Lingualis oberhalb der Narbe konnten dann die Muskeln der Zunge zur Zusammenziehung gebracht werden, und durch Reizung des Hypoglossus unterhalb der Narbe Schmerzempfindungen erzeugt werden. Da indess die Möglichkeit nicht auszuschliessen ist, dass eine Vereinigung der dem Lingualis beigemischten motorischen Fasern der Chorda tympani mit den motorischen Hypoglossusfasern stattgefunden und darauf der Erfolg der Zungenbewegung bei Reizung oberhalb der Narbe zurückzuführen ist, so konnte das doppelsinnige Leitungsvermögen nicht als über allen Zweifel gesichert gelten. Du Bois-Reymond hat nun gezeigt, dass sich die negative Schwankung für alle Spinalnerven von der gereizten Stelle nach oben und unten verbreitet, die negative Schwankung ist central und peripher von der Reizstelle nachweisbar, und damit ist die Frage endgültig zu Gunsten des doppelsinnigen Leitungsvermögens der Nerven entschieden.

Ausser am Muskel und Nerven lassen sich nach du Bois-Reymond und Rosenthal auch an den Drüsen electrische Wirkungen nachweisen und zwar an den tubulösen Drüsen. Wo diese in grösserer Zahl neben einander angeordnet sind: in der Schleimhaut des Magens und Darmcanals aller Thiere, sowie besonders schön an der drüsenreichen Haut der nackten Amphibien, findet man

die untere, dem Fundus oder blindsackförmigen Ende entsprechende Fläche positiv, die Drüsenmündungen oder innere Drüsenfläche negativ electrisch. Werden die zu den Drüsen gehenden Nerven gereizt, sodass die Drüsen in Thätigkeit gerathen, so nimmt der Drüsenstrom an Stärke ab, zeigt eine negative Schwankung.

Electrische Fische. Ein besonderes Interesse verdienen endlich die electrischen Organe gewisser Fische. Im Wesentlichen sind es drei Fische, welche electrische Wirkungen von erheblicher Stärke zu entwickeln vermögen; man nennt sie deshalb auch electrische Fische. Es sind dies: der Zitterrochen (des adriatischen und mittelländischen Meeres) Torpedo, der Zitteraal (im Süsswasser des südlichen Amerikas vorkommend) Gymnotus und der Zitterwels (in den Flüssen und Seen des östlichen Afrikas, u. A. im Nil vertreten) Malapterurus. Die electrischen Organe bestehen aus einer grossen Zahl feiner prismatischer Plättchen, die in regelmässiger Anordnung neben und über einander in bindegewebigen Kästchen eingeschlossen sind. Die Bindegewebssepta grenzen die einzelnen Plättchen so ab, wie in der Volta'schen Säule je ein Zink- und Kupferplättchen von den darüber und darunter liegenden Plattenpaaren durch ein feuchtes Tuchläppchen geschieden sind. Bei dem Zitterrochen finden sich die electrischen Organe platt zu beiden Seiten der Wirbelsäule, bei dem Zitteraal und Zitterwels sind sie der Länge nach angeordnet und umgeben bei letzterem den Rumpf des Thieres so vollständig, dass nur Kopf und Schwanz frei herausragen. Jedes der Plättchen, der sog. electrischen Platte, stellt eine äusserst zarte gallertige Haut vor. Zu je einem Organ tritt beim Zitterwels eine aus dem obersten Theile des Rückenmarks entspringende Nervenfaser, beim Zitteraal sind es jederseits eine Reihe von Nerven, die zu dem electrischen Organ treten; jede Platte wird von einem Nervenendast versorgt. Auf Reizung des oder der electrischen Nerven, gleichviel ob dies durch den Willen des Thieres oder durch künstliche Reizung erfolgt, wird stets die eine Seite dieser Plättchen positiv, die andere negativ. Die Ströme dieser vielen Plättchen summiren sich ähnlich wie bei einer electrischen Batterie und geben deshalb ausserordentlich starke Gesammtwirkungen. Dieser unter dem Einfluss des Willens erfolgenden electrischen Entladungen bedienen sich die genannten Thiere als Waffe, mit deren Hülfe nach A. v. Humboldt's berühmter Schilderung die Zitteraale selbst Pferde zu betäuben und sogar zu tödten vermögen. Aehnlich dem Muskel (S. 316), reagirt das electrische Organ während der Ruhe schwach alkalisch oder neutral, bei der Thätigkeit oder beim Absterben schwach sauer. Auch soll nach Marey die electrische Entladung gleichwie der Muskel ein „Stadium der latenten Reizung" zeigen (S. 310), also zwischen Erregung und Entladung eine messbare Zeit (etwa $^1/_{60}$ Sec.) liegen. Nach Babuchin sind die electrischen Organe, ihrer Entwicklung nach, den Muskeln homolog zu erachten.

Während aber die Muskeln, die Nerven und die Drüsen schon in der Ruhe electrische Wirkungen zeigen, erweisen sich die electrischen Organe der Fische in der Ruhe unwirksam und werden erst bei der Thätigkeit electrisch wirksam. Ferner bewirkt bei jenen die Erregung eine negative Schwankung, bei den electrischen Organen dagegen eine positive Schwankung.

Specielle Physiologie der Nerven und der Nervencentren.

Ungeachtet des vollständig gleichen Verhaltens der Nervenfasern gegen Reize und in Bezug auf die Leitung der durch letztere gesetzten Erregung, ungeachtet ferner der vollständigen Gleichheit ihrer electrischen Erscheinungen ergeben sich Differenzen in der physiologischen Wirkung der Nerven, insofern nur ein Theil von ihnen zum Muskel tritt und diesen in Thätigkeit versetzt, andere Nerven dagegen ohne äusserlich sichtbare Thätigkeitsäusserung einen Vorgang vermitteln, den man als „Empfindung" bezeichnet, weshalb diese Nerven selbst sensible oder Empfindungsnerven heissen. Diese Verschiedenheit der Wirkungen kann, da die Nervenfasern nur die Leitungsbahnen der Erregung bilden, einzig und allein darauf beruhen, dass beide in ihrer physiologischen Wirkung differenten Fasergruppen mit verschiedenen Endapparaten verknüpft sind. Während die motorischen Nerven ihre Endorgane („Erfolgsorgane") in den Muskeln, also peripher haben, stehen die sensiblen Nerven mit in den Centralorganen des Nervensystems gelegenen Apparaten in Verbindung, und in diesen kommt die Wirkung der Erregung zu Stande, diese bilden die Erfolgsorgane der sensiblen Nerven. Es muss also die durch einen Reiz gesetzte Erregung nach dem Centrum hin fortgepflanzt werden, wenn sie die Thätigkeitsäusserung der Empfindung veranlassen, auslösen soll. Man nennt deshalb die sensiblen Nerven wohl auch centripetale im Gegensatz zu den motorischen als centrifugalen.

Die nähere Feststellung der den einzelnen Nerven zukommenden Leistungen oder Functionen und ihrer Verknüpfung mit den Centralorganen des Nervensystems, sowie die Kenntniss von den Verrichtungen der letzteren bildet den Inhalt der speciellen Nervenphysiologie und der Lehre von den Sinnesempfindungen.

Die Methoden, deren sich die specielle Nervenphysiologie bedient, sind verhältnissmässig einfach. Man durchschneidet den Nerven oder die Fasergruppe, deren Function ermittelt werden soll, und beobachtet, welches die Folgen dieser Durchschneidung sind, ob Bewegungslosigkeit oder Empfindungs-(Gefühl-)losigkeit „Anästhesie", und an welchem Theil des Körpers sie eintritt („Ausfallserscheinungen"). Oder man reizt den peripheren und centralen Stumpf des durchschnittenen Nerven; es wird dann die Thätigkeitsäusserung, die der Nerv normal vermittelt, bei Reizung deutlich in die Erscheinung treten. Ist der Nerv ein sensibler, so wird bei Reizung seines centralen Stumpfes eine sehr erhöhte Empfindung in dem betreffenden Theil zu beobachten sein, unter Umständen sich die Schmerzempfindung durch infolge davon veranlasste Bewegungen (Fluchtversuche, Abwehrbewegungen, Schreien) äussern, während Reizung des peripheren Stumpfes keine Erscheinungen zur Folge hat. Umgekehrt wird bei einem motorischen Nerven Reizung seines centralen Stumpfes erfolglos sein, während die des peripheren Stumpfes eine lebhafte Contraction der

von diesem Nerven versorgten Muskeln hervorruft. Endlich kann man auch aus den anatomischen Veränderungen, die ein durchschnittener Nerv allmälig eingeht, aus der sog. Degeneration des Nerven (S. 379), den Schluss ziehen, ob ein Nerv motorisch oder sensibel ist; es degenerirt nämlich der mit seinem Erfolgsorgan zusammenhängende Nervenstumpf, also bei den motorischen Nerven der periphere mit dem Muskel zusammenhängende Stumpf, bei den sensiblen der centrale, mit dem Centralorgan zusammenhängende Stumpf. Mittels letzterer Methode vermag man auch die in einem gemischten Nervenstamm enthaltenen motorischen und sensiblen Nervenfasern von einander zu unterscheiden.

Rückenmarksnerven.

Durchschneidet man einen Nerven z. B. den N. ischiadicus bei einem Thier, so findet man Lähmung der von diesem Nerven versorgten Muskeln des Schenkels (das Thier schleppt den Schenkel nach) und vollständige Gefühllosigkeit in dem peripheren Bereich des Nerven. Die stärksten Reize, auf diese Pfote applicirt, rufen keine Schmerzensäusserung hervor, ja man kann sogar den Fuss dieser Seite abschneiden, ohne dass das Thier eine Spur von Empfindung zeigt. Es ergibt sich also daraus, dass der N. ischiadicus zugleich motorische und sensible Fasern enthält d. h. ein gemischter Nervenstamm ist. Als solcher erweist sich der Ischiadicus in seiner ganzen Länge bis zur Wirbelsäule; wo auch immer zwischen Wirbelsäule und Unterschenkel er durchschnitten wird, immer beobachtet man Bewegungs- und Empfindungslähmung in dem zugehörigen Bein. Das Gleiche ist bei fast allen anderen Nervenstämmen des Rumpfes und der Extremitäten der Fall; von ihrem Austritt aus den Wirbeln an sind sie in ihrem ganzen peripheren Verlaufe gemischte Nerven. Verfolgt man nun die Nerven in's Rückenmark hinein, so sieht man einen jeden mit zwei Wurzeln entspringen, einer vorderen kleineren und einer hinteren grösseren, welche nach dem Zwischenwirbelloch convergiren und hier sich mit einander verbinden; kurz vorher findet sich noch an der hinteren Wurzel eine Anschwellung, das Spinalganglion. Nun variirt die Zahl der Wirbel bekanntlich ausserordentlich in der Thierreihe und ebenso die Zahl der vom Rückenmark entspringenden Nervenpaare (beim Menschen finden sich 31, beim Pferde 42, beim Frosch nur 9 Nervenpaare), aber alle entspringen vom Rückenmark ausnahmslos mit zwei getrennten Wurzeln, einer vorderen und einer hinteren. Diese Gesetzmässigkeit brachte Charles Bell (1811) auf den Gedanken, es möchten in diesen Wurzeln diejenigen Fasern, welche der Bewegung vorstehen, von denjenigen getrennt sein, welche die Empfindung vermitteln; er stellte so das ausserordentlich wichtige, nach ihm benannte Gesetz auf, dass die der Bewegung vorstehenden Nervenfasern durch die vorderen Wurzeln und die die Empfindung vermittelnden durch die hinteren Wur-

zeln vom Rückenmark abtreten. Man fasst auch wohl das Bell'sche Gesetz kürzer dahin, dass man sagt: die vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven sind motorisch, die hinteren sensibel. Dieses Gesetz, anfangs vielfach bestritten, weil die Versuche am Warmblüter infolge der so eingreifenden Operation, wie sie die Eröffnung des Wirbelcanals für diese Thiere ist, nicht unzweideutig ausfielen, wurde erst 20 Jahre später durch Johannes Müller auf's schlagendste bestätigt. Bei Poikilothermen z. B. Fröschen, welche die Eröffnung der Wirbelsäule viele Tage, ja Monate lang überleben können, legte Müller durch Aufbrechen der Wirbelbögen den Theil des Rückenmarks blos, von welchem die Nervenstämme der hinteren Extremitäten ihren Ursprung nehmen, und durchschnitt auf der einen z. B. rechten Seite sämmtliche vorderen, auf der linken sämmtliche hinteren Wurzeln dieser Nerven; dann war das rechte Hinterbein vollkommen gelähmt und wurde unbeweglich nachgeschleppt, das linke blieb frei beweglich. Dagegen ist die linke Extremität vollkommen unempfindlich; auf die Haut der linken Extremität kann man die stärksten mechanischen, chemischen, thermischen Reize appliciren, dieselbe quetschen, mit conc. Säuren ätzen, verbrennen, ohne dass Fluchtversuche eintreten, welche eine Schmerzempfindung verriethen, während dieselben Reize, auf das rechte Hinterbein gebracht, sogleich die energischsten, unzweideutig die Schmerzempfindung verrathenden Bewegungen (Fluchtversuche oder Schreie) hervorrufen. Zu noch schärferen Resultaten führen Reizungsversuche der blossgelegten und durchschnittenen Nervenwurzeln. Werden die vorderen Wurzeln quer zwischen Rückenmark und ihrer Vereinigung mit den hinteren Wurzeln durchschnitten, so tritt auf Reizung des peripheren Stumpfes (z. B. Quetschen, Anlegen eines Zinkkupferbogens) constant Zuckung der von der Nervenwurzel versorgten Muskeln ein, während die Reizung des centralen Stumpfes ohne jeden Erfolg bleibt. Durchschneidet man in gleicher Weise die hinteren Wurzeln, so bleibt umgekehrt die Reizung des peripheren Stumpfes ohne allen Erfolg, während auf Reizung des centralen Stumpfes die deutlichsten Zeichen der Schmerzempfindung (Schreie oder Fluchtversuche) eintreten. Dem Bell'schen Gesetz entsprechend, treten diejenigen Nervenfasern, welche zu den Ringmuskeln der Arterien gehen, ebenfalls durch die vorderen Wurzeln aus; auf Reizung der letzteren verengern sich, wie Pflüger gezeigt hat, die von diesen innervirten Gefässe; umgekehrt treten die die Muskeln mit Empfindlichkeit versehenden Nervenfasern, die sog. sensiblen Muskelnerven, durch die hinteren Wurzeln ab.

Sensible Muskelnerven. Dass die Muskeln empfindlich sind, zeigt die bei der Ermüdung der Muskeln, noch mehr aber die bei krankhaften Zuständen derselben: Muskelrheumatismus, Starrkrampf u. a. auftretende enorme Schmerzhaftigkeit. Aber auch in der Norm vermitteln uns die Muskeln Empfindungen. Wir werden uns der Grösse der Muskelanstrengung beim Heben von Gewichten bewusst und der Spannung oder Dehnung, welche ein an den schlaffen Gliedern

ziehendes Gewicht bewirkt, und schliessen aus diesen Muskelgefühlen auf die Grösse des Widerstandes, den unsere Glieder bei der Bewegung überwinden müssen. Die Feinheit dieses durch die Gemeingefühle der Muskeln vermittelten Sinnes, des sog. Muskelsinnes, ist, wie wir bei der Lehre vom Gefühlssinn sehen werden, so gross, dass wir mit Hilfe der Muskelgefühle allein zwei Gewichte unterscheiden können, die sich wie 39:40 verhalten. Das anatomische Substrat für diese Muskelgefühle, die sensiblen Muskelnerven will C. Sachs neuerdings gefunden haben: sie sollen mit den motorischen Nerven, nur in viel geringerer Zahl, in den Muskel eintreten und zwischen den Fasern, wie es scheint, knopfförmig endigen. Durch das Gefühl von der Anstrengung und Spannung der Muskeln sind wir, auch ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes, jeden Augenblick von der Stellung und Lage unserer Glieder unterrichtet und vermögen so, ohne auf unseren Körper besonders zu achten, unser Gleichgewicht zu erhalten. Dieser Muskelgefühle bedürfen wir auch, um die Grösse und den Umfang unserer Muskelbewegungen den zu überwindenden Widerständen anzupassen. Nach Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln beim Frosch werden die Bewegungen, insbesondere die complicirten, wie Springen, Schwimmen u. a. ungeordnet und ungeschickt, atactisch, und ebenso zeigt die pathologische Beobachtung bei der Tabes dorsalis (Rückenmarksdarre), welche mit Entartung der hinteren Rückenmarkswurzeln einhergeht, dass solche Kranke ihre Glieder, an denen die Empfindlichkeit sehr herabgesetzt ist, in der Regel zu excessiv und schleudernd bewegen und ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes beim Stehen ihr Gleichgewicht nicht erhalten können. Dass es nicht die mangelnde Hautempfindlichkeit ist, welche diese Bewegungsataxie zur Folge hat, ergibt sich nach Bernard daraus, dass Frösche, auch noch nach Abziehen der Haut z. B. der Hinterbeine, letztere, von denen sie doch keine Hautempfindungen mehr erhalten, geordnet bewegen und complicirte Bewegungen viel geschickter ausführen, als solche, denen die zu den Hinterbeinen gehenden hinteren Nervenwurzeln durchschnitten sind.

Magendie hat gegen das Bell'sche Gesetz die Erfahrung angeführt, dass bei Säugethieren auch auf Reizung der vorderen Rückenmarkswurzeln neben den Muskelzuckungen zuweilen Schmerzensäusserungen sich kundgeben. Indess sind diese sensiblen Nerven, wie Cl. Bernard gezeigt hat, nur solche, deren Fasern mit den hinteren Wurzeln austreten, im gemeinsamen Nervenstamm umbiegen, in den vorderen Wurzeln weiter aufwärts laufen und die Häute des Rückenmarks mit Empfindungsfasern versehen. Es erweist sich nämlich nach querer Durchtrennung der vorderen Wurzeln zwischen Rückenmark und gemeinsamen Nervenstamm nur das periphere Ende empfindlich, nicht das centrale; andererseits erlischt die Sensibilität der intacten vorderen Wurzeln, sobald man die hinteren Wurzeln durchschneidet. Man nennt deshalb diese Erscheinung: die **rückläufige Empfindlichkeit** (sensibilité récurrente).

Die Bedeutung des Ganglion der hinteren Spinalwurzeln hat Waller aufgedeckt. Wir wissen bereits, dass die vom Centrum abgetrennten Nerven z. B. die peripheren Stümpfe durchschnittener Nerven alsbald der fettigen Degeneration unterliegen (S. 379). Es bleibt eine Nervenfaser nur dann auf die Dauer erhalten, wenn sie mit einem bestimmten Centrum in continuirlicher Verbindung steht. Waller hat nun gezeigt, dass die sensiblen Nerven nicht im peripheren,

sondern im centralen Abschnitt degeneriren, wenn man die hinteren Spinalwurzeln zwischen Rückenmark und Ganglion durchschneidet. Demnach spielt das Ganglion für die Erhaltung der sensiblen Fasern die gleiche Rolle, wie das Rückenmark für die vorderen oder motorischen Wurzelfasern d. h. das Ganglion bildet das trophische Centrum für die hinteren oder sensiblen Spinalwurzeln.

Die Lehre von dem peripheren Verlauf und der Verbreitung der einzelnen Rückenmarksnerven ist Gegenstand der Nervenanatomie. In Hinsicht des Verbreitungsmodus interessiren uns hier nur folgende Gesichtspunkte: Ein Mal werden von den Spinalnerven sämmtliche quergestreifte (willkürlich bewegliche) Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten mit motorischen Fasern, die gesammte Haut, die Fascien und die Muskeln dieser Theile mit sensiblen Fasern versorgt. Es beschränkt sich die Verbreitung der einzelnen Nerven nur auf Theile der mit den resp. Nerven gleichseitigen Körperhälfte; die Mittellinie des Rückens und der Vorderfläche des Rumpfes bilden scharfe Grenzlinien für die Verbreitung der links- und rechtsseitigen Spinalnerven. Stets treten die einen höher gelegenen Theil versorgenden Nerven auch höher oben vom Rückenmark ab als solche, die zu einem tieferen Theil des Körpers gehen. Dabei wird aber nach Eckhard's Untersuchungen ein Muskel in der Regel nicht von einer vorderen Wurzel, sondern von zwei oder mehreren benachbarten Wurzeln aus innervirt. Functionell zusammengehörige Muskelgruppen (Arm- resp. Beinmuskeln) entspringen meist aus einer circumscripten Partie des Rückenmarks (Hals- resp. Lendenanschwellung). Aehnlich verhält es sich auch mit den sensiblen Rückenmarksnerven, welche die Empfindlichkeit der Haut des ganzen Körpers excl. des Gesichts und Vorderkopfs vermitteln. Ausserdem werden einzelne Eingeweide: Harnblase, Uterus, Samenleiter, die Gefässe und die Schweissdrüsen vom Rückenmark aus innervirt.

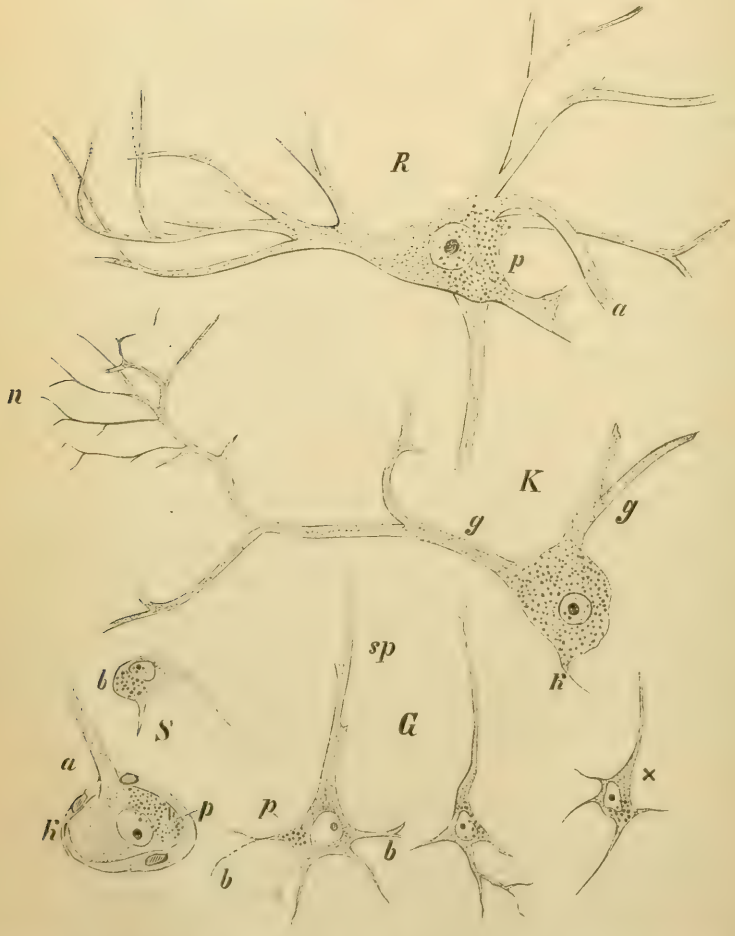
Es verdient endlich noch Erwähnung, dass die hinteren Wurzeln durchschnittlich dicker sind als die vorderen Wurzeln, dass also der Gesammtquerschnitt der hinteren Wurzeln den der vorderen Wurzeln an Dicke übertrifft. Da nun abgesehen davon die einzelnen Fasern der hinteren Wurzeln dünner und feiner als die der vorderen Wurzeln sind, so ergibt sich daraus, dass eine viel grössere Zahl von Nervenfasern durch die hinteren Wurzeln austritt als durch die vorderen, oder mit anderen Worten: der Körper wird reichlicher mit sensiblen Fasern versorgt als mit motorischen.

Rückenmark.

Wir werden später das Gehirn als den Sitz des Willens und der Empfindung erkennen; vom Gehirn aus wird die Anregung zur Bewegung gegeben durch etwas, das uns unbekannt ist und das wir „Willen" nennen, und ebenso kommt im Gehirn die durch die sensiblen Wurzelfasern zugeleitete Erregung uns als Empfindung zum Be-

wusstsein. Es müssen also zwischen dem Gehirn und den vom Rückenmark abtretenden Nervenwurzeln Leitungsbahnen vorhanden sein, und diese stellt das Rückenmark vor. Durchschneidet man das Rückenmark in beliebiger Höhe, so werden stets diejenigen Körpertheile, welche von Nervenfasern versorgt werden, die unterhalb des Schnittes gelegen sind, bewegungs- und empfindungslos; der Wille vermag auf sie nicht einzuwirken, ebenso wenig wird sensible Erregung dieser Theile empfunden. Wird beim Frosch das Rückenmark in der Höhe des 6. Wirbels quer durchschnitten, so vermag das Thier seine Hinterbeine willkürlich nicht zu bewegen, ebenso wenig hat es von diesen

Fig. 39.



Ganglienzellen. R aus einem Vorderhorn des Rückenmarks. K Purkinje'sche Zelle der Kleinhirnrinde (Hirschgeweihform). G Zellen der Grosshirnrinde. S Zellen aus einem Ganglion des Sympathicus.

Theilen eine Empfindung. Wird der Schnitt beim Frosch in der Höhe des 2. Wirbels angelegt, so sind auch die Vorderextremitäten gelähmt und empfindungslos. Indess ist das Rückenmark nicht nur Leiter zwischen Gehirn und peripherem Nervensystem, vielmehr fungirt es auch als Centralorgan. Unter „Centralorgan" versteht man diejenigen Nervenapparate, von denen selbstständige Einwirkungen auf die Nerven ausgehen, während die letzteren nur Leitungsbahnen der Erregung vorstellen. Anatomisch sind die Centralorgane von den Nervenstämmen durch das Vorkommen von Nerven- oder Ganglienzellen unterschieden. Bei den Säugethieren, den Vögeln, den Fischen und den Amphibien lässt sich das Centralorgan immer auf das Rückenmark mit einem mehr oder weniger entwickelten Gehirn zurückführen.

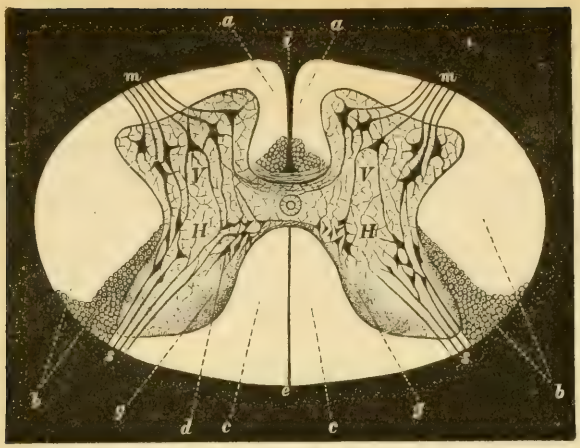
Die Ganglienzellen oder Ganglienkugeln (von $^1/_{100}$—$^1/_5$ Mm. Grösse) sind kuglige, ovale, spindel- oder birnförmige Gebilde (Fig. 39), welche aus feinkörnigem Protoplasma bestehen und meist der Zellmembran entbehren. Sie enthalten einen ovalen bis runden, verhältnissmässig grossen Kern und ein meist einfaches Kernkörperchen. Aus dem Zellleib treten zwei oder mehr Fortsätze, Ausläufer heraus; man bezeichnet danach die Ganglienzellen als bipolare, tripolare und multipolare. Von jeder multipolaren Zelle (R) entspringt ein etwas steifer gerade gerichteter langer, sich nicht verästelnder Fortsatz, der Axencylinderfortsatz (a), welcher unmittelbar in eine Nervenfaser übergeht, sich mit Mark umgibt und weiterhin auch ein Neurilemm erhält. Die übrigen 5—6 Fortsätze, die Protoplasmafortsätze, verästeln sich nach kurzem Verlauf reichlich, verbinden sich mit ebensolchen Verzweigungen benachbarter Ganglienzellen und sollen schliesslich auch mit den zartesten Endverzweigungen von Nervenfädchen in Verbindung treten.

Die Ganglienzellen und Nervenfasern der Centralorgane sind in eine sehr zarte reticuläre Bindesubstanz eingebettet, den Nervenkitt oder Neuroglia. Die Nervenfasern entbehren meist des Neurilemm und der Markscheide, sind also nur nackte Axencylinder (Fig. 34, d; S. 369).

In chemischer Hinsicht ist hervorzuheben, dass die graue Substanz nach Langendorff eine alkalische Reaction zeigt, welche beim Ersticken oder beim Absterben schnell in eine saure umschlägt. Die graue Substanz ist ferner viel wasserreicher als die weisse (S. 371), sie enthält bis 82 pCt. Wasser, also nur 18 pCt. fester Stoffe, darunter kaum 0,3 pCt. anorganische Salze (phosphorsaure Alkalien und Erden, Chlornatrium, Eisenoxyd). Fast die Hälfte der festen Stoffe besteht aus Eiweiss und Leim, etwa $^1/_3$ aus Protagon und Cholestearin. Die graue Substanz ist also doppelt so reich an Eiweissstoffen, aber nur etwa halb so reich an Fettkörpern als die weisse Substanz.

Bau des Rückenmarks. Auf Querschnitten des Rückenmarks (Fig. 40) erkennt man eine periphere weisse und eine centrale graue Substanz, welch' letztere ungefähr die Gestalt eines H hat, dessen Grundstriche geschwungen sind. Man unterscheidet an ihr einen mittleren Theil und zwei Paar Hörner, die vorderen Hörner V V und die hinteren Hörner H H. In ihrer Mitte, in der Axe des Rückenmarks zeigt sich der Durchschnitt des Centralcanals. Die graue Substanz

Fig. 40.



Querschnitt des Rückenmarks, schematisch.

zeigt in den Vorderhörnern besonders grosse zahlreiche und mit vielen Ausläufern versehene Ganglienzellen, die der hinteren Hörner sind kleiner, haben weniger (höchstens 3—5) Fortsätze und liegen mehr am mittleren Theile (Clarke'sche Säulen, d); der peripherste Theil der Hinterhörner entbehrt ganz der Ganglienzellen und ist medianwärts von einer gallertartigen Bindesubstanz g (Substantia gelatinosa Rolando) erfüllt. Ausser den Ganglien finden sich in den Hörnern Nervenfasern und zwar meist nackte Axencylinder, denen die Substanz ihr graues Aussehen verdankt; die quere Verbindung der beiderseitigen Vorderhörner wird durch die vordere Commissur, die der beiden Hinterhörner durch die hintere Commissur hergestellt. Die weisse Substanz wird durch die beiden Spalten, die breitere vordere Längsfurche i und die schmale hintere Fissur e in zwei, nur am Grunde der Fissuren zusammenhängende symmetrische Seitenhälften getrennt; in jeder dieser aus longitudinal verlaufenden markhaltigen Nervenfasern gebildeten Seitenhälften unterscheidet man drei Stränge: die Vorderstränge a a zu beiden Seiten der vorderen Längsfurche bis zur Abgangsstelle der vorderen Wurzeln m m reichend, die Seitenstränge b b zwischen beiden Wurzeln eingeschlossen liegend und die Hinterstränge c c von den hinteren Wurzeln s s bis zur hinteren Fissur e sich ausdehnend. Die von der grauen Substanz kommenden Wurzelbündel durchsetzen die weisse Substanz in querer (auf dem Querschnitt horizontaler) und schiefer Richtung.

Die bindegewebige Stützsubstanz besteht aus reticulärem Bindegewebe, welches ein zusammenhängendes Fachwerk bildet, dessen Maschen von Nervenfasern, Ganglienzellen und Blutgefässen durchsetzt sind; formloses Bindegewebe mit gallertiger Intercellularsubstanz findet sich einmal als Ringschicht unter dem Flimmerepithel des Centralcanals, Ependym genannt, dann in der Peripherie der Hinterhörner, der Substantia gelatinosa g. An der Peripherie des Rückenmarks geht die Stützsubstanz in ein homogenes Bindegewebe über, die Fortsätze der Pia mater in das Rückenmark.

Ueber das Verhalten der Wurzelfasern zur Rückenmarkssubstanz ist Folgendes

festgestellt: Sämmtliche Fasern der vorderen Wurzeln endigen in den Ganglienzellen der Vorderhörner. Diese Ganglienzellen selbst bilden mittels der Verzweigungen und Verbindungen ihrer Protoplasmafortsätze ein reiches Nervennetz, vermöge dessen diese Ganglien mit den benachbarten, mit den darunter und darüber liegenden Ganglien in Verbindung gesetzt sind. Von den rechtsseitigen Ganglien stehen einige durch die vordere graue Commissur in Verbindung mit denen der linken Seite. Complicirter ist die Endigung der hinteren Wurzelfasern. Ob überhaupt ein Theil von ihnen direct in die Ganglien der Hinterhörner übergeht, ist nicht sicher ausgemacht. Vielmehr nimmt man an, dass die Protoplasmafortsätze der Ganglien der Hinterhörner ausserordentlich feine Verzweigungen und Verbindungen mit einander eingehen, welche ein sehr feinmaschiges Nervennetz bilden, durch welches die Ganglien der Hinterhörner und zwar einmal mit denjenigen, welche in demselben Querschnitt gelegen sind, sodann mit den darunter und darüber gelegenen, endlich die Ganglien der Hinterhörner mit denen der Vorderhörner in Verbindung stehen. In diesem Nervennetz der Hinterhörner endet ein Theil der hinteren Wurzelfasern s s. Alle die erwähnten Verbindungen zwischen Wurzelfasern und Ganglienzellen sind in Fig. 40 vertreten. Ein Theil der hinteren Wurzelfasern steigt, ohne sich mit den Ganglien oder dem Nervennetz zu verbinden, in den weissen Hintersträngen direct zum Gehirn auf.

Reflexbewegungen. Nach Abtrennung des Rückenmarks vom Hirn können die Muskeln, welche von, unterhalb des Schnittes gelegenen Nervenfasern versorgt werden, nicht willkürlich bewegt werden, und ebenso wenig kann von unterhalb des Schnittes gelegenen Theilen eine Empfindung zu Stande kommen. Prüft man nun bei einem Frosch, dem man z. B. das Rückenmark in der Höhe des 2. Wirbels quer durchtrennt hat, die Sensibilität der Hinterextremitäten, indem man dieselbe berührt oder kneipt, so sieht man scheinbar dem entgegen Bewegungen an den Hinterbeinen, nicht selten zugleich an den Vorderbeinen auftreten. Aber diese Bewegungen sind nicht etwa als Reactionsbewegungen auf die Empfindung aufzufassen, denn eine solche kann ja nicht zu Stande kommen. Die durch die hinteren Wurzelfasern in's Rückenmark eintretende und in ihm aufwärts laufende Erregung findet an der Grenze des Schnittes einen Halt und kann sich nicht bis zum Gehirn, dem Sitz des Bewusstseins fortpflanzen. Die Bewegung ist auch nicht etwa so zu deuten, als ginge die Erregung der sensiblen Nervenfasern des Hinterbeins im gemischten Nervenstamm des Ischiadicus auf dicht daneben gelegene motorische Fasern über; haben wir doch als erstes und oberstes Gesetz kennen gelernt (S. 372), dass die Erregung sich nur in der gereizten Nervenfaser isolirt fortpflanzt, ohne auf Nachbarfasern überzugehen. Vielmehr ist der Vorgang hierbei der, dass die Erregung in den gereizten sensiblen Fasern aufwärts läuft, durch hintere Wurzelfasern in's Rückenmark eintritt und hier die Uebertragung der Erregung auf motorische Fasern erfolgt, sodass die Erregung nunmehr durch vordere Wurzelfasern vom Rückenmark herab zum Muskel herunterläuft. Eine solche, ohne Zuthun des Willens zu Stande kommende Uebertragung der Erregung von sensiblen auf motorische Fasern

lediglich unter Vermittelung eines Centralorgans (Rückenmark, Gehirn oder Ganglien) heisst Reflexbewegung. In der That wird hierbei die Erregung der sensiblen Fasern im Rückenmark auf motorische Fasern übertragen. Zerstörung des Rückenmarks hebt die Reflexbewegungen auf. Reizung irgend welcher sensiblen Nerven führt keine Reflexbewegung mehr herbei, sobald man den Rückenmarksabschnitt, in welchen jene durch die hinteren Wurzeln eintreten, zerstört oder die entsprechenden hinteren Wurzeln durchschneidet. Es tritt keine Reflexbewegung auf, wenn der periphere Stumpf der durchschnittenen hinteren Wurzeln gereizt wird, wohl aber auf Reizung des centralen Stumpfes. Für das Zustandekommen der Reflexbewegungen ist indess nicht die vollständige Integrität des Rückenmarks erforderlich. Man kann das Rückenmark beliebig verkürzen und erhält immer noch von dem so verkürzten Mark aus Reflexbewegungen; zur Erzeugung von Reflexbewegungen genügt ein Rückenmarksegment, in welches eine einzige sensible Wurzel eintritt und eine motorische austritt, nur muss der Schnitt so geführt sein, dass dabei nicht die Wurzelfasern auf ihrem Querwege durch das Rückenmark durchschnitten sind. Man kann endlich das Rückenmark von der hinteren Längsfissur aus in zwei Hälften spalten und erhält dann auf Reizung linker Körpertheile noch linksseitige, auf Reizung rechter Körpertheile noch rechtsseitige Reflexbewegungen. Zum Zustandekommen einer Reflexbewegung bedarf es nur des sog. Reflexbogens, welcher (schematisch) aus einer sensiblen Faser besteht, die zu einer Ganglienzelle geht, von welcher sich die motorische Faser zu dem resp. Muskel begibt.

Wie geschieht nun aber die Uebertragung der in sensiblen Fasern ankommenden Erregung im Rückenmark auf motorische Fasern? v. Helmholtz hat ermittelt, dass es dazu einer messbaren Zeit „Reflexzeit“ bedarf.

Fixirt man einen Frosch, dem man das Rückenmark vom Hirn getrennt hat, in geeigneter Weise und verbindet die abgelöste Sehne des Gastrocnemius durch einen Hebelapparat mit einer Zeichenfeder, sodass der Muskel seine auf Reizung eintretende Verkürzung auf einer vorbeibewegten berussten Platte (Fig. 37, S. 375) selbst aufzeichnet, und reizt man dann den freigelegten, aber noch mit dem Rückenmark wie mit dem Bein in unversehrter Verbindung gelassenen Stamm des N. ischiadicus durch einen Oeffnungsinductionsschlag, so erhält man zunächst eine Zuckung, welche der directen Erregung der motorischen Fasern des Ischiadicus ihre Entstehung verdankt. Ausserdem läuft aber auch die Erregung in den sensiblen Fasern aufwärts zum Rückenmark, wird dort auf motorische Fasern übertragen, und so kommt es zu einer zweiten, einer Reflexzuckung, welche der ersteren zeitlich nachfolgt. Bestimmt man nun das Zeitintervall, welches zwischen dem Beginn der directen und dem der Reflexzuckung gelegen ist, so findet man dieses zu ca. $^1/_{20}$ Sec. In dieser Zeit würde die Erregung, falls dieselbe nur in der Bahn von Nervenfasern sich fortgepflanzt hätte, (S. 374) $27 \times {}^1/_{20} = 1{,}35$ Mtr. zurückgelegt haben. Nun beträgt aber die Entfernung von der Reizstelle des Ischiadicus bis zum Rückenmark und von dort wieder zur Reizstelle zurück, höchstens $^1/_{13}$ jener berechneten Länge; es ist also $^{12}/_{13}$ der Reflexzeit für die

Uebertragung der sensiblen Erregung im Rückenmark auf motorische Fasern verbraucht worden.

Diese Erfahrung steht in Uebereinstimmung mit dem oben aufgestellten Satz, dass im Rückenmark die Uebertragung der Erregung von sensiblen auf motorische Fasern nicht direct, sondern durch Vermittlung von Ganglienzellen statthat; deshalb ist für diese Uebertragung eine mindestens zehnmal so lange Zeit erforderlich, als wenn diese Uebertragung einfach durch Uebergang der Erregung von sensiblen auf mit letzteren unmittelbar verbundene motorische Fasern zu Stande käme.

Für die Reflexbewegungen ist ferner charakteristisch, dass selbst der beschränkteste leiseste sensible Reiz niemals nur eine einzige motorische Faser, sondern eine grössere Anzahl derselben reflectorisch erregt, und zwar sind dies in der Regel functionell zusammengehörige Fasergruppen. Meist gerathen so functionell coordinirte Muskeln nach einander in Thätigkeit. Unter Coordination der Bewegungen versteht man die geordnete Verbindung mehrerer Einzelbewegungen, deren jede auch für sich zu Stande kommen kann, zu einer Gesammtleistung, welche in Hinsicht des dadurch erreichten Erfolges den Eindruck der Zweckmässigkeit macht, so z. B. die Vereinigung verschiedener einzelner Bewegungen zu einer Hüpf- oder Sprungbewegung oder zu einer Abwehrbewegung u. A. m. Die Bewegungen sind je nach der Intensität des Reizes und dem Ort der Application sehr verschieden. Da die hier zu betrachtenden Reflexbewegungen fast sämmtlich den Anschein der Zweckmässigkeit haben, nennt man sie auch wohl geordnete oder zweckmässige Reflexbewegungen.

Reflexkrampf. Das Zustandekommen der Reflexbewegungen wird begünstigt durch Einwirkung gewisser Stoffe, wie der Narcotica (Opium, Aether, Chloroform), besonders aber des Strychnin, des Alkaloids der Brechnuss. Werden diese Stoffe mit dem Blut dem Rückenmark zugeführt, so erhöhen sie die Disposition zu Reflexbewegungen, die Reflexerregbarkeit, in solchem Grade, dass die schwächsten Reize die intensivsten Bewegungen auslösen; die Reflexerregung verbreitet sich auf eine weit grössere Anzahl von Muskeln, ja sehr häufig gerathen alle vom Rückenmark versorgten Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten gleichzeitig in Bewegung, und zwar nicht nur in eine schnell vorübergehende Contraction, sondern in anhaltende Zusammenziehung, in Tetanus. Man nennt deshalb diese Form der Reflexbewegungen: Reflexkrampf, Reflextetanus oder auch ungeordnete, unzweckmässige Reflexbewegungen. Schon die leiseste Berührung, Klopfen auf den Tisch, ein gelinder Luftzug etc. genügt, um bei einem mit Strychnin vergifteten Thiere oder bei einem an Tetanus erkrankten Menschen oder Thiere Reflexkrampf der gesammten Körpermuskeln hervorzurufen.

Nach verhältnissmässig unbedeutenden Verwundungen, namentlich nach solchen nervenreicher Organe, insbesondere bei Verletzungen des Nagelbettes z. B.

durch einen eingedrungenen und darin festsitzenden Splitter, tritt bei Menschen und Thieren ein Zustand auf, bei welchem eine jede Berührung, ein jeder Sinneseindruck allgemeinen Muskeltetanus auslöst (Tetanus traumaticus). Zunächst gerathen die Kaumuskeln in eine schmerzhafte Spannung, die dauernde Zusammenziehung verstärkt sich bei Erregung der Hautoberfläche zu einem Krampf, sodass es vollständig unmöglich wird, den Mund zu öffnen; diesen Zustand von Tetanus der Kaumuskeln nennt man: Trismus. Darauf werden folgeweise die Muskeln des Nackens, der oberen Extremitäten, der Brust, des Bauchs und der unteren Extremitäten tetanisch contrahirt.

Die Ausbreitung der Reflexbewegungen anlangend, haben sich folgende Gesetzmässigkeiten ergeben (Pflüger's Reflexgesetze): Wenn auf schwache sensible Reizung Reflexbewegung nur auf einer Körperhälfte erfolgt, so ist es ausnahmslos diejenige Körperhälfte, der auch der gereizte sensible Nerv angehört („Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe"). Breitet sich bei starker sensibler Reizung die Erregung im Rückenmark auch auf die andere Körperhälfte aus, so werden auf dieser Seite nur solche Muskeln in Thätigkeit gesetzt, welche auf der direct gereizten Seite schon thätig gewesen sind („Gesetz der Reflexsymmetrie"). Sind die doppelseitigen Reflexbewegungen von ungleicher Stärke, so finden die stärkeren Bewegungen allemal auf der direct gereizten Seite statt („Gesetz des ungleich intensiven Auftretens bei doppelseitigen Reflexen"). Wird irgend eine sensible Faser der Haut gereizt, so werden zunächst die Muskeln in Thätigkeit versetzt, deren Nerven im Rückenmark in gleicher Höhe mit der gereizten sensiblen Faser entspringen. Strahlt von hier aus der Reflex weiter, so nimmt er zunächst seinen Weg nach oben, es gerathen folgeweise die Muskeln in Thätigkeit, deren Nerven näher dem verlängerten Mark entspringen. Erst wenn die Erregung in letzterem angekommen ist, kann die Ausbreitung von der primär erregten Stelle des Rückenmarks nach abwärts erfolgen („Gesetz der Reflexirradiation"). Die Verbreitung der Reflexerregung auf die andere Körperhälfte ist leicht verständlich, wenn man sich erinnert (S. 396, Fig. 40), dass die Ganglienzellen des Vorderhorns einer Seite mit denen der anderen Seite durch graue Commissurfäden verbunden sind, und ebenso begreift man die Verbreitung der Reflexerregung im Rückenmark nach oben und nach unten aus der schon geschilderten Verbindung der in einem Rückenmarksquerschnitt gelegenen Ganglienzellen mit den darüber und darunter liegenden und aus dem nach oben und unten überall eine Communication herstellenden Fasernetz der Protoplasmafortsätze.

Bei dieser allseitigen Verknüpfung der Ganglienzellen mit einander müssten, so sollte man denken, durch eine jede im Rückenmark anlangende Erregung sofort sämmtliche Muskeln des Körpers reflectorisch in Thätigkeit versetzt werden. Doch ist dies nicht der Fall. Ganz schwache Reize haben nur eine schwache Reflexbewegung weniger Muskeln des gereizten Theils zur Folge. Je stärker der Reiz ist, desto weiter verbreitet sich die Erregung im Rückenmark, desto zahlreichere Muskeln, zunächst derselben Seite, werden in Thätigkeit gesetzt, dann die corre-

spondirenden Muskeln der anderen Seite, und bei einer noch grösseren Intensität der Reizung schreitet die Reflexerregung im Rückenmark zunächst aufwärts und alsdann abwärts vor, sodass die Intensität der Reflexbewegungen im Allgemeinen der des Reizes proportional ist. Man hat sich hiernach vorzustellen, dass die Fortleitung der Erregung von den Ganglienzellen, welche mit der gereizten sensiblen Faser zunächst in Verbindung stehen, auf die benachbarten sowie die darüber und darunter liegenden einen Widerstand zu überwinden hat und dadurch einen Verlust ihrer Intensität erleidet. Jede weitere Ganglienzelle setzt der Fortleitung einen neuen Widerstand, und so kommt es, dass bei schwachen Reizen die Erregung im Rückenmark bereits erlischt, nachdem nur wenige Ganglienzellen, und zwar die der direct gereizten nächstgelegenen, erregt worden sind. Je stärker der Reiz, desto stärker auch die Erregung, desto grössere Widerstände kann sie überwinden, desto weiter verbreitet sich daher die Reflexerregung. Infolge der Strychninvergiftung nimmt die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks zu; wahrscheinlich werden dabei die Widerstände für die Fortleitung der Erregung aus dem Wege geräumt oder wenigstens auf ein Minimum verringert, daher schon die schwächste sensible Erregung allgemeine Reflexkrämpfe auszulösen vermag.

Die geordneten Reflexbewegungen, die enthauptete Thiere auf Reize zeigen, sind je nach der Applicationsstelle, der Intensität, Art und Dauer der Reizung verschieden. Enthauptete Frösche sitzen meist mit an den Leib angezogenen Schenkeln. Streckt man den Schenkel aus, so erfolgt eine Beugung in allen Gelenken, infolge deren der Schenkel wieder an den Leib angezogen wird. Kneipt man den Fuss des hockenden Frosches mit einer Pincette, so erfolgt eine Streckung in den Gelenken zunächst dieses Schenkels, dann auch des Schenkels der anderen Seite, der Frosch sucht gleichsam das quälende Instrument fortzustossen. Betupft man die Haut des Schenkels mit ätzenden Stoffen (Essigsäure), so erfolgt eine Beugung in allen Gelenken; der Frosch macht Wischbewegungen, sucht mit dem Rücken des Fusses dieser Seite die Säure abzuwischen; nicht selten nimmt er auch den Fuss der anderen Seite zur Hilfe.

Die Reflexthätigkeit des Rückenmarks tritt nur am enthirnten Thiere in vollstem Umfange in die Erscheinung, weil, wie wir später sehen werden (S. 425), vom Gehirn ein hemmender Einfluss auf die Reflexbewegungen ausgeht.

Centren im Rückenmark. Wie ist es nun zu verstehen, dass auf die leiseste Reizung der Haut nicht eine einfache Reflexzuckung, sondern eine geordnete Reflexbewegung, und zwar das eine Mal eine Beuge-, das andere Mal eine Streckbewegung, bald eine Adduction, bald eine Abduction reflectorisch zu Stande kommt? Es hängt dies damit zusammen, dass im Rückenmark an verschiedenen Stellen Centren gelegen sind d. h. Gruppen von Ganglienzellen, welche mit einer Reihe von Nervenfasern, die einer bestimmten Bewegung vorstehen, inniger verknüpft sind, als mit den übrigen motorischen Fasern, daher sobald auch nur eine einzige Ganglienzelle der Gruppe erregt wird, die Erregung auf die gesammten zu dieser Gruppe gehörigen Ganglienzellen fortschreitet. Das Vorhandensein bestimmter Centren im Rückenmark lässt sich direct nachweisen. Damit der Wille die Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten in Contraction versetzen kann, müssen

zwischen dem Gehirn, das wir als Sitz des Willens erkennen werden, und der betreffenden Stelle des Rückenmarks, von der die motorischen Fasern, sagen wir der Vorder- oder Hinterextremität, durch die resp. vorderen Wurzeln austreten, Leitungsbahnen sich befinden, auf denen die Erregung vom Hirn bis zu den vom Rückenmark abtretenden Wurzelfasern gelangen kann. Es müssen also im oberen Theil des Rückenmarks sich alle die Fasern gesammelt finden, welche den Rumpf und die Extremitäten mit motorischen Fasern versorgen. Demgemäss sollte man erwarten, dass bei Erregung des obersten Theiles des Rückenmarks alle Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten gleichzeitig in Thätigkeit versetzt werden. Doch ist dies, wie Engelhardt gezeigt hat, nicht der Fall. Legt man an dem Rückenmark eines Frosches von Wirbel zu Wirbel je einen Querschnitt an, so sieht man bei dieser mechanischen Reizung des Marks in der Höhe des 2. Wirbels nur Adduction der Vorderextremitäten, in der Höhe des 3. Wirbels Abduction der Vorderextremitäten, in der Gegend des 5. Wirbels nur Beugung und in der Höhe des 6.—7. Wirbels nur Streckung der Hinterextremitäten auftreten. Man kann sich auch davon in der Weise überzeugen, dass man mittels eines Drahtes das Rückenmark langsam von oben nach unten zerquetscht. Es liegt also zu oberst ein Centrum für die Adduction, darunter eins für die Abduction der Arme; weiter folgt ein Centrum für die Beugung und noch tiefer eins für die Streckung der Beine.

Die Adductionscentren der Arme besitzen bei einer Reihe von Thieren z. B. den Fröschen eine besondere Bedeutung für den physiologischen Vorgang der Begattung. Bei der Begattung setzt sich das Männchen auf den Rücken des Weibchens und umfasst dieses mit seinen Vorderextremitäten mittels einer Adductionsbewegung. Dass dieselbe rein reflectorisch ist, geht daraus hervor, dass man dem Männchen den Kopf abschneiden kann, ohne dass die Umarmung aufhört. Erst wenn man das Rückenmark bis zum 2. Wirbel zerstört hat, lässt der Frosch das Weibchen los. Die mechanische Reizung der Brusthaut des Männchens an der Rückenhaut des Weibchens bildet den sensiblen Reiz, der reflectorisch die Adductionscentren der Arme erregt. Denn man kann auch an einem Froschpräparat, das nur aus dem Brustkorb (dem Schultergürtel) und den vorderen Extremitäten mit dem oberen Theil des Rückenmarks besteht, durch Reizung der Brusthaut kräftige Adductionsbewegungen hervorrufen; es bilden also die Nerven der Brusthaut die sensible Bahn für die in der Höhe des 2. Wirbels gelegenen Adductionscentren; man nennt die letzteren in Rücksicht auf die geschilderte Function wohl auch die „Begattungscentren".

Es finden sich ferner im Rückenmark eine Reihe von Centren für geordnete Reflexbewegungen, welche gewisse wichtige Functionen des Thierkörpers beherrschen, so das Centrum für den Blasenschluss, Centrum vesico-spinale, das Centrum für den Mastdarmschluss, Centrum ano-spinale, das Centrum für die Ejaculation und für den Geburtsakt.

Aus dem Umstand, dass auch noch in der Leiche nicht selten die Harnblase sich mässig gefüllt findet, geht hervor, dass bis zu

einem gewissen Grade der Blasenschluss ohne jede aktive Muskelthätigkeit erfolgt, und zwar geschieht dies durch die Elasticität des M. sphincter vesicae, welche einer mässigen Dehnung der Blase durch deren Inhalt das Gleichgewicht hält. So kann man beim todten Hunde vom angeschnittenen Ureter aus die Blase bis zu 20 Ctm. Wasserhöhe füllen, ohne dass etwas ausfliesst. Erhöht man den Wasserdruck, so gibt der Blasenschluss nach. Beim lebenden Hund kann man die Blase vom Ureter aus unter einem 6mal so hohen Wasserdruck anfüllen, ohne dass der Verschluss aufhört. Dieser Verschluss kommt beim lebenden Thiere also zu Stande: in dem Maasse, als der Inhalt der Blase zunimmt, werden die Blasenwandungen und damit auch die in letzteren verlaufenden sensiblen Nerven gedehnt: je stärker diese Dehnung wirkt, eine desto stärkere sensible Erregung läuft zum Rückenmark hinauf, und desto stärker werden die zum Blasensphincter tretenden motorischen Fasern reflectorisch erregt, desto kräftiger contrahirt sich der Sphincter und verwehrt dem Blaseninhalt den Austritt. Erreicht der Druck des Inhaltes eine bestimmte Höhe (etwa 120 Ctm. Wasserdruck), so vermag der Blasensphincter nicht länger den Blasenhals zu verschliessen, der Inhalt läuft so lange aus, bis nun der Druck wieder auf jene Höhe gesunken ist, welcher der reflectorisch contrahirte Sphincter das Gleichgewicht zu halten vermag. Das Centrum für den Blasenschluss liegt beim Hunde in der Höhe des 5. Lendenwirbels, beim Kaninchen an der Grenze der Lenden- und Kreuzwirbel. Durchschneidet man das Rückenmark in der angegebenen Höhe, so hört der active Blasenverschluss auf. Alsdann kann die Blase beim lebenden Thier nicht stärker gefüllt werden als an der Leiche. Die sensible Bahn für diesen Reflexvorgang bilden die Nn. vesicales (vom Plexus hypogastricus und pudendus), die motorischen Fasern treten durch den 3. bis 5. Sacralnerven vom Rückenmark ab. Das Harnlassen (Contraction des M. detrusor urinae) ist dagegen ein willkürlicher Akt.

Ganz analog verhält sich der Schliessmuskel des Afters. Auch hier wird durch die Dehnung der Mastdarmwand seitens der sich ansammelnden Fäces eine sensible Erregung gesetzt, die reflectorisch eine mit der Stärke der Erregung wachsende Contraction des Sphincter ani zur Folge hat. Das Centrum ano-spinale liegt ein wenig über dem Centrum vesico-spinale. Die sensible Bahn bilden Fasern aus dem Plexus mesentericus inf. und den Plex. haemorrhoidales, die motorische Bahn: Fasern des Plex. pudendus. Beim Hunde hat Goltz beobachtet, dass nach Abtrennung des Lenden- vom Rückenmark der Sphincter ani externus sich um den in den Mastdarm eingeführten Finger rhythmisch contrahirt.

Der für die Begattung so wichtige Akt der Ejaculation des Samens sowie die die Austreibung der Frucht aus der Gebärmutter bewirkenden Zusammenziehungen des Uterus, die sog. Wehenthätigkeit, werden vom Rückenmark beherrscht. Die Centren für diese Reflexacte liegen im oberen Theil des Lendenmarks und im untersten Theil des Brustmarks (bis zur Höhe des X. Brustwirbels hinauf). Für die

Ejaculation bilden die sensible Bahn: der N. dorsalis penis, die motorische die Nn. perinei, beide aus dem Plex. pudendus; in Thätigkeit gesetzt wird dabei der M. bulbo-cavernosus. Für den Geburtsakt bilden Fasern vom Plex. uterinus die sensible, zur Uterusmuskulatur gehende Fasern die motorische Bahn.

Automatie im Rückenmark. Abgesehen von der bisher betrachteten Reflexthätigkeit wird dem Rückenmark „Automatie" zugeschrieben d. h. es sollen an gewissen Stellen desselben scheinbar selbständig, ohne Zuthun des Willens und ohne von der Peripherie oder von anderen nervösen Theilen herkommende Anregung motorische Nerven in Erregungszustand versetzt werden. Allein einmal ist das Fehlen jeder reflectorischen Erregung zweifellos darzuthun ausserordentlich schwer, und so hat denn auch die eingehendere Forschung immer mehr dieser vermeintlich automatischen Erregungen ihrer scheinbaren Selbständigkeit entkleidet. Eine Reihe solcher automatischer Erregungen sind auf eine veränderte Beschaffenheit des jene Centren umspülenden Blutes zurückzuführen, welche für die resp. Centren den Reiz abgibt. So ist eine Zunahme im Gehalt des Blutes an Kohlensäure oder eine die Norm übersteigende Höhe der Bluttemperatur für eine Reihe von Centren als Reiz anzusehen; durch kohlensäurereiches oder überhitztes Blut werden die Centren des Rückenmarks, in noch höherem Grade, wie wir sehen werden, die des verlängerten Marks erregt, und so ist es leicht denkbar, dass anderen scheinbar automatischen Erregungen andere im Blute befindliche und zu jenen Centren getragene Agentien zu Grunde liegen.

Von derartigen Centren sei der spinalen Schwitzcentren und der Gefässcentren gedacht. Wir stossen hier zum ersten Mal auf Beeinflussung der Secretionen durch das Nervensystem. Gleichwie die motorische Nervenfaser bei ihrer Erregung die Thätigkeit der von ihr versorgten Muskelfasern auslöst, ebenso setzt die Erregung gewisser Nerven, die zu den Drüsen treten, letztere in Thätigkeit, und zwar einzig und allein durch directe Beeinflussung der Thätigkeit der Drüsenzellen. Solche centrifugal leitende Nervenfasern nennt man: secretorische Nerven. Goltz hatte zuerst beobachtet, dass Reizung des peripheren Stumpfes vom durchschnittenen N. ischiadicus oder Plex. brachialis beim Hund in kurzem grosse Schweisstropfen auf der unbehaarten Haut der Zehenballen erscheinen lässt; da derselbe Erfolg nach Luchsinger noch volle 20 Min. nach der Amputation des Beins sich erzielen lässt, so ist das Schwitzen durch Nervenerregung eine ächte Secretion, die Thätigkeit der Drüsenzellen direct abhängig von der nervösen Erregung. Die Centren für diese Schweisssecretion der Extremitäten sind im Rückenmark gelegen; sie sind automatischer Natur, und zwar werden sie, wie dies eben angedeutet worden ist, durch veränderte Ernährungsverhältnisse erregt. Einmal gibt eine erhöhte Venosität des Blutes (Erstickung), dann eine die Norm übersteigende Höhe der Bluttemperatur (Ueberhitzung) einen sehr kräftigen Reiz für diese Centren ab. Da ge-

steigerte Schweisssecretion auf Ueberhitzen und Ersticken der Thiere auch noch nach Durchschneidung der hinteren Wurzelfasern zu beobachten ist, so findet die Einwirkung dieser Reize auf die graue Substanz des Rückenmarks statt, und ferner geht daraus hervor, dass, gleichwie die motorischen, so auch die secretorischen Nerven durch die vorderen Wurzeln das Rückenmark verlassen. Die Centren für die Schweissfasern der vorderen Extremitäten liegen bei jungen Katzen, die wegen ihrer ausserordentlichen Disposition zum Schwitzen sich in erster Linie für diese Versuche empfehlen, in der Höhe des 3. Halswirbels, die für die hinteren Extremitäten zwischen 9. und 10. Brustwirbel. In ihrem peripheren Verlauf sind die Schweissfasern allgemein grösseren Nervenstämmen zugetheilt, für die Vorderpfote der Katze dem N. medianus und ulnaris, für die Hinterpfote dem N. ischiadicus. Abgesehen von den erwähnten directen Reizen können die Schweisscentren auch reflectorisch von der Haut und von sensiblen Nerven überhaupt in Erregung gesetzt werden (Reflexschwitzen). Reizt man beim Menschen einen motorischen Nerven z. B. den N. medianus oder tibialis electrisch, so tritt nach Adamkiewicz im Bereich der contrahirten Muskulatur an Vola oder Planta nicht nur derselben, sondern auch der anderen, nicht gereizten Körperhälfte Schweisssecretion auf. In wie fern das Gehirn und der Sympathicus die Schweisssecretion beeinflusst, werden wir später sehen.

Ferner enthält das Rückenmark vasomotorische Centren d. h. Centren, von denen aus die Thätigkeit der Gefässmuskelfasern beherrscht wird. Wahrscheinlich sind es mehrere, doch ist bisher nur die Lage des Gefässcentrums für die hinteren Extremitäten festgestellt, und zwar liegt dies im unteren Theil des Dorsalmarks und im oberen Theil des Lendenmarks. Diese Centren halten dauernd die Gefässe in einem mittleren Erregungszustand, den man den Gefässtonus nennt. Reizung dieser Centren führt zur Verengerung der mittelgrossen und kleinen Arterien und damit zur Drucksteigerung in den grossen Gefässstämmen (Art. femoralis, brachialis), nach Zerstörung dieser Centren erweitern sich die kleinen Arterien, und damit sinkt der Druck in den grossen Arterienstämmen. Es sind diese Centren gewissermassen nur Unterstationen des allgemeinen, den ganzen Körper beherrschenden vasomotorischen Centrum, das wir in dem verlängerten Mark kennen lernen werden (S. 411). Trennt man das Rückenmark vom Hirn, sodass das vasomotorische Centrum des verlängerten Marks ausgeschaltet ist, so erweitern sich die Gefässe am Rumpf und an den Extremitäten. Indess schon nach einigen Tagen kehren, wie Goltz gefunden, die Gefässe zu ihrer normalen Weite zurück, und erst, wenn das Rückenmark zerstört wird, erfolgt wieder eine nun dauernde Erweiterung der Gefässe ad maximum, ein Beweis, dass nach der Entfernung des Hirns der Gefässtonus ausschliesslich vom Rückenmark beherscht und regulirt wird. Die Nervenfasern, welche zu den Muskeln der Gefässe treten, verlassen, wie dies gelegentlich des Bell'schen Gesetzes angeführt worden ist (S. 391), das Rücken-

mark durch die vorderen Wurzelfasern. Auch diese Gefässfasern gesellen sich in ihrem weiteren Verlauf den grösseren Nervenstämmen: Ischiadicus, Ulnaris, Medianus zu.

Für die Bewegungen der Lymphherzen scheint das Rückenmark automatische Centren zu enthalten. Die bei den Amphibien und Reptilien vorkommenden Lymphherzen, und zwar bei den nackten je zwei vordere und zwei hintere, bei den beschuppten Amphibien nur zwei hintere, pulsiren, wie schon früher erwähnt (S. 178), unabhängig vom Blutherzen und auch das rechtseitige und linkseitige mit verschiedener Frequenz. Nach Zerstörung des Rückenmarks beim Frosch in der Höhe des 2. Wirbels stehen die vorderen Lymphherzen still, die hinteren nach Zerstörung des Marks in der Höhe des 7. Wirbels. Demnach werden die rhythmischen Bewegungen der Lymphherzen von im Rückenmark gelegenen Centren beherrscht.

Reflextonus. Man meinte früher, dass vom Rückenmark aus die Körpermuskeln beständig in einem geringen Grade von Contraction erhalten werden, und deutete diesen continuirlichen Erregungseinfluss vom Rückenmark aus, den man Muskeltonus nannte, als automatischen. Man bezog darauf die Erscheinung, dass die Enden eines querdurchschnittenen Muskels auseinanderweichen und eine beträchtliche Lücke zwischen sich entstehen lassen. Indess haben wir den Grund für diese Erscheinung bereits darin erkannt (S. 304), dass die Muskeln ein wenig über ihre natürliche Länge gedehnt am Skelet befestigt sind und sich deshalb, sobald sie selbst durchschnitten oder ihr sehniger Ansatz abgetrennt wird, vermöge ihrer Elasticität auf ihre natürliche Länge retrahiren, daher die Erscheinung auch am Cadaver zu beobachten ist, wo von einer Contraction nicht die Rede sein kann. Existirte ein Tonus, also dieser präsumptive mässige Erregungszustand, in welchem die Muskeln vom Rückenmark aus beständig erhalten werden, so müsste ein am unteren Ende losgeschnittener und belasteter Muskel des lebenden Thieres im Momente der Durchschneidung oder der Ertödtung seines Nerven durch kaustisches Ammoniak (S. 384) infolge Fortfalls der ihm vom Rückenmark zugeleiteten Erregungen sich verlängern; allein dies ist durchaus nicht der Fall. Ist somit auch eine automatische Erregung der Muskeln seitens des Rückenmarks nicht vorhanden, so ist doch eine Reihe von Erscheinungen bekannt geworden, welche diesen Tonus, wenn auch nicht als automatischen Akt, sicherstellen. Hängt man einen Frosch, dem das Hirn vom Rückenmark durch einen Schnitt abgetrennt und dem auf der einen z. B. rechten Seite noch der N. ischiadicus durchschnitten ist, an den Kiefern auf, so beobachtet man, dass an dem rechten Bein alle Gelenke offnere, stumpfere Winkel bilden, als an dem linken normalen Bein, daher auch die Spitze der grossen Zehe rechterseits tiefer herabhängt als linkerseits. Da nun dieselbe Erscheinung zu beobachten ist, wenn rechterseits nur die hinteren, sensiblen Wurzeln, die zur Bildung des Ischiadicus zusammentreten, durchschnitten sind, ja sogar, wenn nur die Haut des rechten Hinterbeins abgezogen ist, so ergibt sich daraus, dass die Erscheinung eine reflectorische ist, herrührend von Erregungen der Haut des Hinterbeins. Hängt das Hinterbein schlaff herunter, so werden sensible Nerven der Haut leicht gedehnt, gezerrt, infolge dessen läuft eine schwache sensible Erregung zum Rückenmark hinauf, wird von dort durch Ganglien auf motorische Nerven und zwar diejenigen, welche die Beugemuskeln der Hinterbeine versorgen, übertragen, und so kommt es, dass infolge der schwachen Erregung der Beuger

eine geringe Beugung der einzelnen Glieder des Hinterbeins gegeneinander unterhalten wird. Daher erfolgt auch, wie Brondgeest gezeigt hat, nach Durchschneidung der hinteren Wurzel des Ischiadicus infolge Fortfalls dieser schwachen Beugung eine geringe Verlängerung des Beins. Dieser Tonus ist somit als Reflextonus anzusehen. Ist auch die erwähnte Erscheinung als solche von kaum mehr als theoretischem Interesse, so ist sie doch in anderer Beziehung für die Wärmeöconomie des Thierkörpers von sehr erheblicher Bedeutung. Wir wissen aus der allgemeinen Muskelphysiologie, dass der Stoffwechsel des ruhenden Muskels: Aufnahme von Sauerstoff, Bildung von Kohlensäure, Bildung von Milchsäure etc. und infolge all' dieser chemischen Processe Bildung von Wärme, gegenüber dem des thätigen Muskels ausserordentlich nachsteht. Daher wird auch bei Muskelruhe nur wenig Kohlensäure und wenig Wärme gebildet. Nun lässt es sich zeigen, dass durch Hautreize der Stoffwechsel der Muskeln, auch wenn es dabei zu sichtbaren Contractionen nicht kommt, ausserordentlich gesteigert wird. Auch hier werden infolge der von der Haut hinauflaufenden sensiblen Erregung die Muskeln vom Rückenmark aus zu einem grösseren Stoffwechsel: vermehrter Bildung von Kohlensäure und Wärme angeregt. Man nennt diesen, im Wesentlichen von Zuntz und Pflüger festgestellten Vorgang den chemischen Reflextonus. Wirkt nun ein starker Reiz auf die Haut z. B. der Kältereiz, so kommt es reflectorisch zu einer Anfachung der im ruhenden Muskel sonst geringen chemischen Processe und damit zu vermehrter Wärmebildung. Wir haben gesehen (S. 291), dass allein durch Beschränkung der Wärmeabgaben von der Haut nur innerhalb gewisser Grenzen das Absinken der Körpertemperatur verhütet werden kann, darüber hinaus bedarf es ausserdem noch einer Steigerung der Wärmebildung des Körpers, und dieses wesentliche Moment für die Wärmeöconomie kommt auf dem Wege des chemischen Reflextonus zu Stande. Umgekehrt setzt hohe Aussentemperatur die Erregung der sensiblen Hautnerven und damit reflectorisch die Grösse des Stoffwechsels und der Wärmebildung durch die Muskeln herab; es wird also bei hoher Aussentemperatur von den Muskeln weniger Wärme producirt.

Verlängertes Mark.

Das verlängerte Mark, die Medulla oblongata wird zwar zum Gehirn gerechnet, steht aber seinem Bau nach näher dem Rückenmark.

Der Bau des verlängerten Marks, die Anordnung seiner Strangsysteme ist leichter zu verstehen, wenn man sich das Rückenmark längs der hinteren Längsfurche auseinandergeklappt denkt, sodass der Centralcanal sich in eine weitere Grube, die Rautengrube öffnet, die Hinterhörner nach aussen und neben den Vorderhörnern, die Hinterstränge nach aussen von den Hinterhörnern zu liegen kommen. An Stelle der bis auf eine schwache Rinne schwindenden vorderen Längsfurche tritt die sog. Raphe auf. Schon von aussen zeigt das verlängerte Mark jederseits drei Erhabenheiten: die durch die Raphe getrennten beiden Pyramiden, welche die Vorderstränge, mit denen sie sich zum Theil vermischen, aus einander drängen, ferner die Oliven, seitlich von den Pyramiden, welche aussen aus weisser Substanz bestehend im Innern zwei grosse Anhäufungen grauer

Substanz, sog. Kerne (der Nucleus dentatus der Anatomen) besitzen und sich zwischen die auf die Seite gedrängten Vorderstränge einschiebend jeden Vorderstrang in zwei kleinere Stränge (inneren und äusseren Hülsenstrang) theilen, endlich seitwärts von den Oliven die Corp. restiformia, welches Strangsystem folgendermassen entsteht. Zwischen den Hintersträngen dringen beim Uebergang in das verlängerte Mark die beiden zarten Stränge (Funiculi graciles) ein, drängen die Hinterstränge aus einander, die zu den Keilsträngen (Funiculi cuneiformes) werden. Durch die ganze Länge der Rautengrube treten die runden Stränge (Funiculi teretes) zu Tage, welche die Fortsetzung der grauen Kerne der Vorderhörner sind. Der grössere Antheil des Seitenstranges und Keilstranges und der kleinere Antheil des zarten Stranges bilden das Corpus restiforme, welches als Pedunculus cerebelli sich jederseits in das Kleinhirn einsenkt. Auf den Verlauf, die Endigung und die Leitung in den einzelnen Strängen kommen wir später bei der Frage nach den Leitungsbahnen im Rückenmark noch zurück (S. 412 ff.).

Reflexcentren. Das verlängerte Mark enthält sehr viele Nervenkerne d. h. Anhäufungen von Ganglienzellen, von denen die meisten Gehirnnerven entspringen, daher auch fast alle an den Hirnnerven zu beobachtenden Reflexerscheinungen in der Med. oblong. übertragen oder ausgelöst werden. Wir wollen die wichtigsten derselben betrachten. Der Nervenkern für den N. facialis bildet das Centrum für den Schluss der Augenlidspalte, der reflectorisch erfolgt jedesmal, wenn die Conjunctiva oder die Wimperhaare der Augenlidränder berührt werden. Die sensible Erregung gelangt durch Zweige (N. infraorbitalis und lacrymalis) vom I. Ast des Trigeminus zur Med. obl. und wird hier auf den N. zygomaticus vom Facialis übertragen, dessen Erregung den M. orbicularis palpebrarum in Contraction versetzt. Ferner liegt hier, und zwar in den Nebenoliven, das Centrum für den Schling- und Schluckakt. Wir haben oben bei der Betrachtung des Transportes der Speisen aus der Mundhöhle nach dem Magen gesehen (S. 118), dass, sobald der Schlukakt willkürlich oder unwillkürlich eingeleitet ist, der weitere Ablauf desselben ohne unser Zuthun, reflectorisch erfolgt. Es werden nämlich durch den Bissen die sensiblen Nerven des Gaumens, die Rami palatini descendentes vom 2. Trigeminusast mechanisch erregt, und diese Erregung wird in der Med. oblong. auf motorische Fasern (R. pharyngobasilaris n. glossopharyngei, R. crotaphitico-buccinatorius vom Trigeminus und R. pharyngeus n. vagi) übertragen, welche zu den Schlingmuskeln (M. mylohyoideus, hyoglossus, stylopharyngeus, levator palati mollis, azygos uvulae) gehen, infolge dessen läuft die Schlingbewegung reflectorisch ab. Weitere sehr wichtige Reflexbewegungen, wie das Niesen und Husten, werden von der Med. obl. ausgelöst. Jedesmal, wenn die sensiblen Nerven der Nasenschleimhaut (Nn. nasales ant. vom I. Ast des Trigeminus) gereizt werden, sei es durch einen in die Nase gelangten Fremdkörper oder durch chemisch reizende Substanzen oder endlich durch pathologische Zustände der Nasenschleimhaut, wird die Erregung in der Med. auf die motorischen

Nerven des weichen Gaumens und der Exspirationsmuskeln (Bauchmuskeln) übertragen, infolge deren es zu einer sehr energischen, nicht selten sich mehrmals hinter einander wiederholenden kräftigen Exspiration kommt, durch welche der infolge Contraction des weichen Gaumens hergestellte Verschluss der Rachenhöhle gegen die Nasenhöhle plötzlich gesprengt wird; durch diesen nun in die Nasenhöhle einbrechenden Exspirationsstoss können Fremdkörper aus der Nasenhöhle herausgeschleudert werden. Wird die Schleimhaut des Kehlkopfs, der Trachea oder der Bronchien durch Fremdkörper oder infolge krankhafter Veränderungen derselben gereizt, so läuft der Reiz in der sensiblen Bahn des N. laryngeus sup. zum verlängerten Mark und zum Rückenmark hinauf, wird dort auf den N. laryngeus inf. (s. recurrens) und auf die Nerven der Exspirationsmuskeln übertragen. Die Erregung des ersteren hat krampfhaften Verschluss der Stimmritze (Mm. arytaenoidei proprii [transversi et obliqui] und thyreoarytaenoidei [S. 360]) zur Folge. Durch die kräftige Contraction der Exspiratoren (Bauchmuskeln und M. latissimus dorsi) wird die in den Lungen comprimirte Luft mit solcher Gewalt herausgestossen, dass der Verschluss der Stimmritze gesprengt und zugleich etwa vorhandene Fremdkörper oder angehäuftes Secret herausgeschleudert werden. Die Reflexe des Niesens und Hustens functioniren gewissermassen als Wächter des Respirationstractus. Weiter werden auch die Kaubewegungen von der Med. obl. aus ausgelöst. Die motorische kleinere Portion des Trigeminus entspringt von den Alae cinereae am Boden des IV. Ventrikels und sendet den R. crotaphitico-buccinatorius zu sämmtlichen Kaumuskeln (M. masseter, temporalis, pterygoidei). Schreitet daher eine reflectorische Erregung des Rückenmarks bis zur Med. obl. vor, so tritt eine Kaubewegung und bei erhöhter Reflexerregbarkeit treten tonische Krämpfe der Kaumuskeln, Kinnbackenkrampf oder Trismus (S. 400) ein. Der Trismus ist daher als Anzeichen einer Mitaffection der Med. obl. von übler Bedeutung. Endlich enthält die Med. obl. die Centren für die Speichelsecretion. Von den Geschmacks- und sensiblen Nerven der Mundhöhle (N. glossopharyngeus und N. lingualis trigemini) anlangende Erregungen werden mittels der hier gelegenen Nervenkerne des Facialis und Glossopharyngeus auf die zu den Speicheldrüsen gehenden Fasern dieser Nerven übertragen. Es kann daher auch bei einem Thiere, dessen Grosshirn von dem verlängerten Mark abgetrennt ist, durch Reizung der Mundschleimhaut wie durch directe electrische Reizung der Med. obl. noch ergiebige Absonderung der Speicheldrüsen hervorgerufen werden. Endlich können die Centren für die Speichelsecretion reflectorisch auch durch Reizung anderer sensibler Nerven (z. B. des Ischiadicus) erregt werden.

Zu den Reflexcentren der Med. oblong. ist auch das Centrum für den Brechakt zu rechnen, welches dem maschinenmässigen Ineinandergreifen der beim Erbrechen (S. 131) bethätigten Muskeln vorsteht. Die centripetalen Bahnen, durch welche die Erregung dieses Centrums vermittelt wird, bilden für den Schlund der N. glossopha-

ryngeus, für Schlund und Magen der Vagus, für Darm, Uterus und Nieren der N. splanchnicus. Das Brechcentrum kann auch vom Hirn aus erregt werden (ekelerregende Vorstellungen, schwindelerregende Sinneseindrücke, Erschütterung, Verletzung oder Erkrankung des Hirns). Nach Hermann und Grimm bestehen nahe Beziehungen zwischen dem Brech- und dem gleich zu beschreibenden Athemcentrum.

Ausser diesen vorzugsweise reflectorischen Centren beherbergt die Med. obl. noch eine Reihe der lebenswichtigsten sog. automatischen Centren. In erster Linie ist das Athemcentrum zu nennen. Zu beiden Seiten der Spitze des Calamus scriptorius liegt, in der Ausdehnung mehrerer Millimeter in Höhe und Breite, ein Complex von Ganglienzellen, deren Zerstörung durch den sog. Nackenstich infolge Sistirung der Athembewegungen bei Warmblütern augenblicklichen Tod herbeiführt. Legallois und Flourens haben dieses Centrum entdeckt; Flourens nannte es Noeud vital, Lebensknoten. Zerstört man das Centrum nur einseitig, so hören nur die Athembewegungen dieser Seite auf, während die der anderen Seite unverändert vor sich gehen. Zerstört man die obere Partie dieses Centrums, so sistiren nur die Athembewegungen des Kopfes, zerstört man die untere Partie, so sistiren nur die Athembewegungen des Rumpfes. Der wichtigste Athemnerv, durch den die Erregung vom Athemcentrum abläuft, ist der N. phrenicus, welcher vorwiegend aus dem vierten, doch auch dem dritten und fünften Cervicalnerven entspringt; seine Durchschneidung lähmt das Zwerchfell, führt aber nicht unmittelbar den Tod herbei, da die Rippenheber (S. 91), die ihre Nerven aus dem Brustmark erhalten, die Erweiterung des Thorax eben ausreichend besorgen. Spaltet man die Med. obl. in der Mittellinie, so bleiben nach Schiff die Athembewegungen auf beiden Seiten übereinstimmend. Das Athemcentrum steht mit den Ursprüngen der Nn. vagi in Verbindung; das Zustandekommen der Erregung dieses Centrums wird daher vortheilhaft erst bei der Betrachtung der Function der Nn. vagi erörtert.

Nach Langendorff u. A. machen neugeborene und ganz junge Thiere selbst nach Abtrennung der Med. oblong. vom Rückenmark auf Reizung rhythmische Athembewegungen. Unterhält man eine Zeit lang künstliche Respiration, so kann weiterhin selbst bei erwachsenen Thieren nach Wertheimer spontane Athmung zu Stande kommen. Danach sind auch im Halsmark selbständige spinale Athemcentren vorhanden.

Ein wenig entfernt vom Athemcentrum liegt ein Centrum, von dem aus die Herzthätigkeit beeinflusst werden kann und zwar nach der Entdeckung von Ed. Weber in dem Sinne, dass die Schlagfrequenz des Herzens bei Reizung dieses Centrums verlangsamt wird und bei sehr intensiver Reizung Stillstand des Herzens bei praller Erfüllung der Herzhöhlen mit Blut, also diastolischer Herzstillstand eintritt. Man bezeichnet solche Centren, von denen aus keine Bewegung angeregt, vielmehr eine bereits angeregte Bewegung verzögert oder gehemmt wird, als „Hemmungscentren“ und nennt daher diese Stelle der Med. obl. das Herzhemmungscentrum. Auch dieses Cen-

trum steht in directer Beziehung zu den Nn. vagi, insofern letztere die Erregungen dieses Centrums zum Herzen leiten. Wir werden daher auch bei der Function der Nn. vagi hierauf genauer eingehen.

Neben dem Hemmungscentrum findet sich noch ein Herzbeschleunigungscentrum. Durchschneidet man die Nn. vagi, sodass der Einfluss des Hemmungscentrums auf das Herz ausgeschaltet ist, und reizt nun die Med. obl. mit Inductionsströmen, so erfolgt eine Beschleunigung der Herzthätigkeit. Wir kommen hierauf noch bei der Lehre von der Herzinnervation (s. Sympathicus) zurück.

Endlich findet sich in der Med. obl. unterhalb des Athemcentrums, aber an einer sonst nicht näher umschriebenen Stelle das Gefässcentrum oder vasomotorische Centrum für den ganzen Körper, von dem aus die Ringmuskeln der mittleren und kleinen Arterien, sowie der Venen beständig schon in der Norm in einem mittleren Erregungszustand, in einem Zustand mässiger Contraction, in einem Tonus erhalten werden. Wird dieses Centrum erregt, so werden die kleinen Arterien stärker verengt, die Gewebe und Organe werden daher blass, die Stromgeschwindigkeit des Blutes nimmt ab, und in den vor der Verengerung gelegenen grossen Arterien (Carotis, Femoralis) steigt der Blutdruck an, Zerstört man das Centrum, so erweitern sich die kleinen Arterien, und dementsprechend nimmt die Füllung der übrigen Gefässbahnen und die Stromgeschwindigkeit des Blutes zu. Ein grosser Theil des Blutes sammelt sich namentlich in den weiten Unterleibsgefässen an, während im übrigen Körper geringe Blutfüllung, Anaemie angetroffen wird. Wir haben schon oben (S. 405) gesehen, dass auch nach Ausschaltung dieses allgemeinen vasomotorischen Centrums der Gefässtonus nicht dauernd aufgehoben ist, indem spinale vasomotorische Centren, gewissermassen Unterstationen, den Gefässtonus für Rumpf und Extremitäten reguliren. Für die vasomotorischen Centren gibt gesteigerte Venosität des Blutes einen energischen Reiz ab, daher bei der Erstickung infolge der hochgradigen Verengerung der mittelgrossen und kleinen Arterien der Druck in den grossen Arterien ad maximum steigt. Auch durch jede periphere sensible Reizung werden die vasomotorischen Centren reflectorisch erregt.

Ebenso wie für die Gefässcentren, findet sich auch für die spinalen Schwitzcentren (S. 404) ein allgemeines, zusammenfassendes Centrum in der Med. obl. Bei Reizung der Med. obl. schwitzen nach Adamkiewicz alle vier Extremitäten junger Katzen noch $^3/_4$ Stunden nach dem Stillstand der Athem- und Herzthätigkeit. Auch die Schweissfasern für den Kopf haben ihr Centrum in der Med. obl.

In der Med. obl. liegt nach Schiff und Salkowski ferner ein Centrum, von dem der M. dilatator pupillae, gleichwie die Gefässmuskeln vom vasomotorischen Centrum, in beständiger tonischer Erregung mittleren Grades erhalten wird. Wird dieses Centrum gereizt z. B. durch Erstickung des Thieres, so erweitert sich die Pupille. Nach Budge soll sich dieses Centrum noch durch das ganze Hals-

mark und den obersten Theil des Brustmarks erstrecken (Centrum cilio-spinale). Wir kommen hierauf noch beim Sympathicus zurück.

Endlich ist noch eine von Cl. Bernard entdeckte, höchst merkwürdige Wirkung der Verletzung der Med. obl. zu erwähnen. Nach Verletzung des Bodens vom IV. Ventrikel ein wenig nach oben und vorn vom Lebensknoten erscheint bei Kaninchen gewöhnlich schon nach 1 bis 2 Stunden Zucker im Harn, der indess bereits nach 24 Stunden zu verschwinden pflegt. Man nennt deshalb die Operation „den Zuckerstich oder die Piqûre" und bezeichnet diese Stelle der Med. obl. als Diabetescentrum. Wir haben schon früher dieser Erfahrung gedacht (S. 199). Dass dieser Zucker aus dem Leberglycogen stammt, ergibt sich daraus, dass bei entleberten Fröschen oder bei Kaninchen, deren Lebern infolge mehrtägigen Hungerns glycogenfrei sind (S. 197), der Zuckerstich sich zumeist unwirksam erweist. Im Uebrigen sehen wir hierüber noch nicht klar. Es ist bemerkenswerth, dass auch nach Verletzung des Kleinhirns, nach Durchtrennung des Rückenmarks oder des untersten Hals- und obersten Brustganglions vom Sympathicus ebenfalls vorübergehende Zuckerausscheidung durch den Harn auftreten soll. Die Erklärung dieser Erfahrungen bewegt sich zur Zeit noch in wenig begründeten Hypothesen.

Leitungsbahnen vom Rückenmark zum Gehirn.

Bei der ausserordentlichen Schwierigkeit, den Verlauf der Leitungsbahnen anatomisch zu verfolgen, bilden diese doch im Verein mit dem ausserordentlich dichten Nervenfasernetz der Protoplasmafortsätze einen fast unentwirrbaren Knäuel, ist man darauf angewiesen, aus den Erfolgen von Durchschneidungs- und Reizungsversuchen am Rückenmark und Gehirn und aus gelegentlichen pathologischen Beobachtungen sich den Faserverlauf zu construiren. So ist es denn nicht zu verwundern, wenn in dieser Hinsicht kaum mehr als das Gröbste bekannt ist. Zunächst trifft im Allgemeinen die zuerst von Longet aufgestellte Anschauung zu, dass wie die vorderen Wurzelfasern motorisch, die hinteren sensibel sind, ebenso die weissen Vorderstränge die motorischen Impulse vom Gehirn zu den Ganglienzellen der Vorderhörner leiten, die weissen Hinterstränge dagegen Leitungsbahnen für die sensible Erregung von den in das Rückenmark eingetretenen hinteren Wurzelfasern zum Gehirn bilden, während die weissen Seitenstränge motorische und sensible Leitungsbahnen gemischt enthalten. Durchschneidung der weissen Hinterstränge allein macht diejenigen Körpertheile, deren sensible Nerven unterhalb der Schnittstelle in das Rückenmark eintreten, gefühllos, anästhetisch, und zwar unempfindlich für die einzelnen Gefühlsqualitäten (Berührungs-, Temperatur- und Muskelgefühl), dagegen ist nach Schiff das Schmerzgefühl in diesen Theilen erhalten, sodass es danach scheint, als ob die Schmerzempfindungen in der grauen Substanz der Hinterhörner

geleitet werden. Erfolgt die Durchtrennung der Hinterstränge nur partiell, so wird nur ein beschränkter Theil des Rumpfes oder der Extremitäten anästhetisch. Durchschneidet man bei Säugethieren das Rückenmark halbseitig, also bis zur vorderen und hinteren Längsfurche, so tritt Bewegungslähmung und Anästhesie ein an den Theilen der gleichseitigen Körperhälfte, welche ihre Nerven von unterhalb des Schnittes gelegenen Markpartien beziehen. Wird die eine Hälfte des Rückenmarks in der Gegend des 10. Brustwirbels, die andere unterhalb der Halsanschwellung (unterhalb des Abganges der die vordere Extremität versorgenden Wurzelfasern) durchschnitten, so zeigen sich beide Hinterbeine gelähmt und anästhetisch (aber nicht für die Dauer). Daraus ergibt sich, dass innerhalb des Rückenmarks wenigstens das Gros der Nervenfasern auf der Seite bleibt, auf welcher sie aus der Med. obl. in das Rückenmark eintreten. Auf der anderen Seite ist es eine seit alter Zeit bekannte Thatsache, dass keine Nervenfaser, weder eine sensible noch eine motorische, im Gehirn auf derselben Seite endigt, auf welcher sie durch eine vordere oder hintere Wurzelfaser das Rückenmark betreten hat. Erfolgt ein Bluterguss in das rechte Grosshirn (so z. B. in den rechten Streifen- oder Sehhügel), so findet sich constant Lähmung der Muskeln der linken Extremitäten und Verlust des Empfindungsvermögens der linken Körperhälfte. Sind die Gesichtsmuskeln mitbetheiligt, so findet sich auch an diesen die Bewegungslähmung und Anästhesie constant auf der dem Ort der Verletzung im Hirn entgegengesetzten Seite. Es müssen also die Fasern, welche mittels des Willenseinflusses die linke Körperhälfte bewegen, und diejenigen, welche die sensiblen Erregungen der linken Körperhälfte zu den Empfindungsherden des Gehirns leiten, in der rechten Hirnhälfte endigen, irgendwo also die Medianebene überschreiten, sich kreuzen. Im Rückenmark ist dies, wie wir gesehen haben, für das Gros der Fasern nicht der Fall. Zwischen Rückenmark und Gehirn sind als Leitungsbahnen nur die Med. obl., der Pons und die Hirnschenkel (pedunculi cerebri) eingeschaltet. Durchschneidet man die Hirnschenkel oder den Pons, so findet man noch Lähmung der gegenseitigen Körperhälfte. Anders dagegen in dem verlängerten Mark. Hier findet mit Sicherheit für die motorischen Fasern eine Kreuzung statt und zwar in der Decussatio pyramidum; Fasern, welche von dem Hirn auf der rechten Seite angelangt sind, treten hier auf die linke Hälfte des Marks über, und zwar gehen, je tiefer man in der Med. obl. herabsteigt, der Reihe nach immer mehr Fasern die Kreuzung ein, etwa in der natürlichen Reihenfolge, sodass die Nervenfasern für die vorderen Extremitäten sich höher oben kreuzen, als die für die hinteren Extremitäten. Innerhalb des verlängerten Marks kreuzen sich auch die motorischen Fasern für die beiden Kopfhälften und treten nach erfolgter Kreuzung vom Gehirn ab. Findet man daher die Lähmung am Kopf auf der entgegengesetzten Seite wie am Rumpf und den Extremitäten, so sitzt die die Lähmung bedingende Ursache an der Hirnbasis und zwar auf derselben

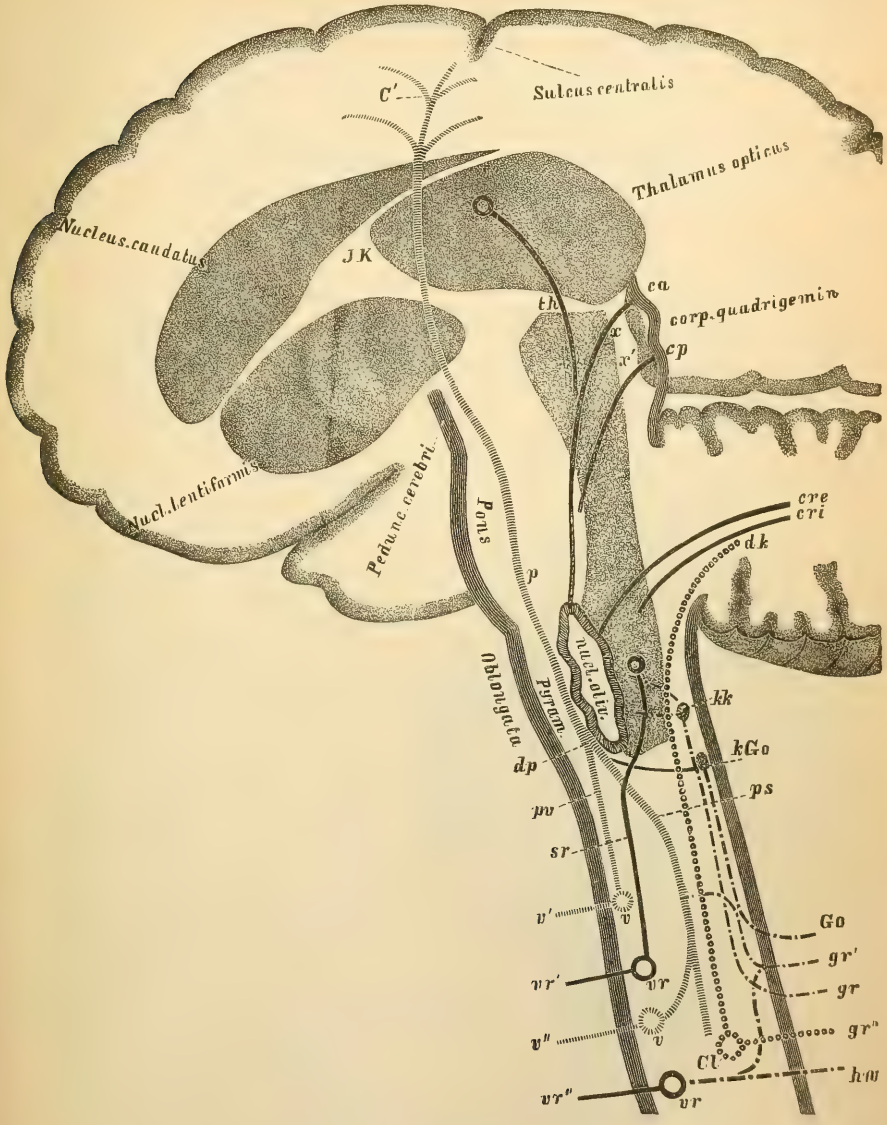
Seite, wie die Lähmung am Kopfe: es werden die den Rumpf und die Extremitäten versorgenden motorischen Fasern vor ihrer Kreuzung, der die Gesichtsmuskeln versorgende N. facialis an seiner Austrittsstelle aus der Med. obl., also schon nach erfolgter Kreuzung, gedrückt und gelähmt. Die sensiblen Fasern kreuzen sich höchst wahrscheinlich etwas höher, im unteren Theil des Pons. Es ergeben sich demnach folgende Hauptbahnen für die Leitung der Erregung. Vom Hirn aus läuft die durch den Willen gesetzte motorische Erregung in der Bahn C′ (Fig. 41, S. 415) durch den Hirnschenkel und die Brücke derselben Seite (p) bis zur Med. obl., geht hier in den Pyramiden auf die andere Seite hinüber (decussatio pyramidum, d p), steigt nun geradlinig in Fasern des weissen Seitenstrangs (Pyramidenseitenstrangbahnen, p s) hinunter, gelangt weiter durch das Nervennetz der Protoplasmafortsätze zu den Ganglienzellen der Vorderhörner (v) und wird von diesen durch vordere Wurzelfasern ($v_{,,}$) zu den Muskeln befördert, endet also auf der, ihrem Ursprung im Hirn entgegengesetzten Körperhälfte. Daneben findet sich noch eine Nebenleitung von solchen motorischen Fasern, welche sich nicht in den Pyramiden kreuzen, sondern noch im Rückenmark und zwar in den Vordersträngen (Pyramidenvorderstrangbahn, p v) auf derselben Seite verlaufen, von der sie im Hirn ihren Ursprung genommen und erst im Verlauf des Rückenmarks sich successive kreuzen, die vordere weisse Commissur bildend (Fig. 40, S. 396), also bereits gekreuzt an die Ganglien der Vorderhörner (v) treten und von diesen in eine vordere Wurzel ($v_{,}$) übergehen.

Die Wege, welche die sensible Erregung einschlägt, sind folgende: Durch die hinteren Wurzeln (gr, $gr_{,}$, $gr_{,,}$) derselben Seite zum Rückenmark hinaufiaufend tritt sie an das Nervenfasernetz der Hinterhörner und gelangt von diesem entweder direct (gr, $gr_{,}$) oder, nachdem sie ($gr_{,,}$) eine oder mehrere Ganglienzellen (Cl) durchsetzt hat, zu Fasern der weissen Hinter- oder Seitenstränge, in welchen sie stets auf derselben Seite des Rückenmarks sich haltend bis zum Pons aufsteigt. Hier tritt sie auf die entgegengesetzte Seite über und endet im Hirn auf dieser. Auch hier findet sich eine Nebenleitung solcher Fasern, welche schon allmälig während ihres aufsteigenden Verlaufes innerhalb des Rückenmarks auf die andere Seite übertreten, und so schon gekreuzt in die Med. obl. eintreten und nun auf der Seite der Kreuzung hinauf zum Hirn verlaufen, also ebenfalls im Hirn auf der, ihrem Verlauf im Körper entgegengesetzten Seite enden.

Ein kleiner Theil der Seitenstrangbahnen (s r) und zwar die zunächst den vorderen Wurzelfasern gelegenen, welche aus den Ganglien der Vorderhörner (v r) entstehen, enden in der grauen Substanz der Oblongata. Im Bereich der Hinterstränge sind zu unterscheiden: die Goll'schen Stränge (Go), zunächst der Fissura longitud. post. gelegen; sie nehmen nach oben an Masse zu und enden in den grauen Kernen (KGo) der zarten Stränge der Oblongata. Zwischen ihnen und dem Hinterhorn liegen die sog. Grundbündel (gr) der Hinterstränge, meist directe Fortsetzungen der hinteren Wurzelfasern, welche nach oben in die Keil-

stränge übergehen und hier zum grossen Theil in den Kernen der Keilstränge (kk) enden. Von den Ganglienzellen der Hinterhörner, den Clarke'schen Säulen (Cl),

Fig. 41.



Die Leitungsbahnen des Rückenmarks nach Flechsig.

welche direct oder mittels des Fasernetzes mit den hinteren Wurzeln ($gr_{''}$) in Verbindung stehen, laufen Leitungsbahnen in den Seitensträngen direct zum Klein-

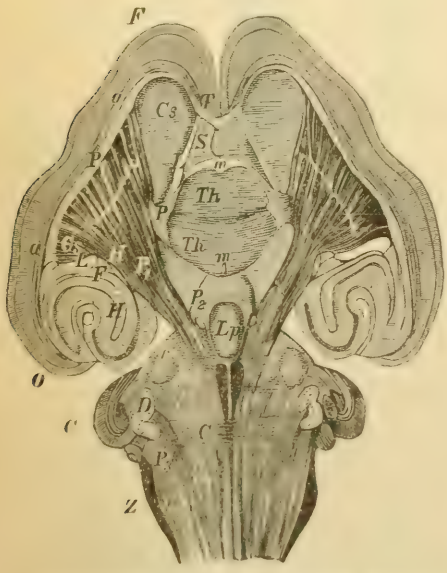
hirn als sog. directe Kleinhirnseitenstrangbahnen (dk) empor. Ein Theil der hinteren Wurzelfasern (gr,) steigt, ohne zuvor mit Ganglienzellen in Verbindung zu treten, in den Seitensträngen aufwärts. Zu den Olivenkernen (Nucleus olivarum) treten Fasern (x und x,, von den Vierhügeln (Corp. quadrigemina), vom Kleinhirn Faserbündel der Corp. restiformia (cre), endlich auch Fasermassen von den Kernen der Keilstränge (kk).

Es ist noch bemerkenswerth, dass nach halbseitiger Durchschneidung des Rückenmarks auf der operirten Seite eine mehr oder weniger ausgesprochene erhöhte Empfindlichkeit, eine Ueberempfindlichkeit oder Hyperästhesie zu beobachten ist, die Wochen lang anhalten kann und dann sich verliert. Eine genügende Erklärung dieser seltsamen Erscheinung steht noch aus.

Gehirn.

Das Gehirn, welches unter allen Wirbelthieren einzig und allein dem Lanzetfisch (Amphioxus lanceolatus) fehlt, theilt man zweckmässig ein in die Grosshirnlappen, das Mittelhirn, das Stammhirn und das Kleinhirn.

Fig. 42.



Horizontalschnitt durch das Gehirn nach Meynert.

Das Gehirn der Säugethiere (Fig. 42 stellt einen Horizontaldurchschnitt durch das Hirn der Fledermaus vor) ist folgendermassen gebaut. Die Grosshirnlappen (F Stirn-, O Hinterhauptslappen) enthalten unmittelbar unter ihrer Oberfläche eine bei den verschiedenen Säugethieren mehr oder weniger dicke Schicht von grauer Substanz, die sog. graue Hirnrinde. Von dieser strahlt fächerartig in einer nach dem Stammhirn convergenten Richtung eine Schicht weisser Fasern, der Stabkranz oder Corona radiata PP_1 aus, welche die Verbindung zwischen dem Rindengrau und dem centralen Höhlengrau, der grauen Substanz bildet, welche im Gehirn die Fortsetzung der um den Centralcanal gelegenen grauen Substanz des Rückenmarks darstellt. Das Mittelhirn besteht aus den sog. Stammganglien: Streifenhügel Cs (Corpus striatum), Sehhügel Th (Thalamus opticus) und Vierhügel (Corp. quadrigemina [Fig. 41, ca und cp]), das Stammhirn aus den Hirnschenkeln und dem Pons Varoli P_3, welch' letzterer in die in der Fig nicht mehr dargestellte Med. oblong. übergeht. Das Kleinhirn

steht durch die Brückenschenkel mit dem Stammhirn, durch die Corp. restiformia mit dem verlängerten Mark und durch die Vierhügelschenkel (Crura cerebelli ad corpora quadrigemina) mit dem Mittelhirn in Verbindung.

Functionen des Grosshirns. Je höher entwickelt ein Thier in Bezug auf seine intellectuellen Fähigkeiten ist, um so verhältnissmässig leichter ist sein Rückenmark und um so relativ schwerer sein Gehirn. Derjenige Gehirntheil, welcher hierbei vorzugsweise in Betracht kommt und Ursache ist, dass das Gewicht des Gehirns schwerer wird, sind die Halbkugeln, die Hemisphären des Grosshirns. Die vergleichende Anatomie zeigt uns eine annähernd vollständige Proportionalität zwischen dem Ausbildungsgrad der Grosshirnlappen und dem Grad der vorhandenen geistigen Fähigkeiten. Von den Fischen, deren Grosshirn am wenigsten entwickelt ist, lässt sich durch die Zwischenstufen, die von den Amphibien und Vögeln repräsentirt werden, die weitere Entwicklung bis hinauf zur höchsten Stufe, dem Grosshirn der Säugethiere, verfolgen, und unter den letzteren besitzt der Mensch das entwickeltste Grosshirn. Als Massstab der Entwicklung des Grosshirns kommt ausserdem das relative Gewicht d. i. das Verhältniss des Hirngewichtes zum Gesammtkörper[1]), ferner die Zahl und Tiefe der Hirnwindungen, sowie die Dicke der grauen Substanz der Hirnrinde in Betracht. Störungen des Hirnwachsthums während des Embryonallebens, infolge deren die Hirnlappen unentwickelt bleiben, lassen die geistigen Fähigkeiten des Menschen auf niedriger, fast thierischer Stufe stehen bleiben (Microcephalie). Aus alledem ergibt sich schon der allgemeine Schluss, dass das Grosshirn als das Organ der höheren Seelenthätigkeiten anzusehen ist.

Zu demselben Ergebniss haben die Experimente von Magendie, Flourens, Longet u. A. geführt. Abtragung der Grosshirnlappen, eine Operation, die insbesondere von Vögeln, Dank der rapiden Gerinnbarkeit ihres Blutes (S. 9), gut vertragen wird, erzeugt einen schlafsuchtartigen stumpfsinnigen Zustand, einen Zustand vollständiger Passivität, bei welchem ohne äussere Veranlassung, ohne äusseren Antrieb keine Bewegung ausgeführt wird. Enthirnte Tauben sitzen meist regungslos da, nur auf dem Wege des Reflexes, also auf sensible Erregung, finden Bewegungen statt; von selbst fressen sie nicht, sie sterben vor der gefüllten Schüssel den Hungertod. Steckt man ihnen aber Körner in den Schnabel, so verschlucken sie sie; stösst man sie,

[1]) Das Verhältniss des Hirngewichtes zum Körpergewicht ist (im abgerundeten Mittel) beim

Hecht	1 : 1300.
Rind	1 : 800.
Pferd	1 : 540.
Elephant	1 : 500.
Schaf	1 : 350.
Hund	1 : 110.
Taube	1 : 104.
Affe	1 : 40.
Mensch	1 : 30—35.

so laufen sie ein Stück Weges, wirft man sie in die Luft, so schützen sie sich durch Flugbewegungen vor dem Herabfallen u. s. w. Die höheren Sinnesempfindungen: Hören, Sehen, Riechen und wohl auch Schmecken sind ganz fortgefallen, wenigstens erfolgt keine Reaction selbst auf intensive Erregung dieser Sinne. Man kann enthirnten Thieren Feuer vor die Augen, Terpentindämpfe vor die Nase bringen, eine Pistole vor ihren Ohren abschiessen, ohne dass auf diese heftigen Sinneseindrücke eine Reaction folgt. Es sind somit durch Exstirpation der Grosshirnlappen einmal das Wollen, ferner das Hören, Sehen und Riechen in Fortfall gekommen, und wie die Erfahrungen an Individuen mit mangelhaft ausgebildeten (Mikrocephalen) oder krankhaft entarteten Hirnlappen darthun, das bewusste Empfinden und die Fähigkeit des Denkens. Was nun die Vertheilung dieser einzelnen in Ausfall gekommenen Functionen über das Grosshirn selbst anlangt, so waren Flourens und Longet auf Grund ihrer Thierversuche der Meinung, dass das materielle Substrat für diese einzelnen Functionen nicht in verschiedenen Bezirken der Hirnlappen anatomisch wohl begrenzt und getrennt vorhanden ist, mit anderen Worten, dass die einzelnen Sinnesempfindungen, sowie der Wille nicht in verschiedenen Theilen des Grosshirns localisirt sind, vielmehr dem Grosshirn in toto diese Fähigkeiten zukämen und alle gewissermassen an jeder Stelle des Grosshirns anzutreffen seien, sodass demnach jeder zurückgelassene Theil die Functionen der übrigen fortgenommenen Hirntheile übernehmen könne. Diese Anschauung von der functionellen Gleichwerthigkeit der verschiedenen Theile des Grosshirns hat sich — der höchst unwissenschaftlichen, rein willkürlich aufgestellten und mit Recht verurtheilten Localisationslehre (Phrenologie) von Gall nicht zu gedenken — bis auf die neueste Zeit fast allgemeiner Geltung erfreut.

Vor mehr als zwei Decennien hat Broca die bedeutsame Beobachtung gemacht, dass bei pathologischen Veränderungen der im Grunde der Sylvi'schen Furche liegenden Reil'schen Grube (Gyrus frontalis sup., tempor. sup.) beim Menschen eine eigenthümliche Form von Sprach- oder besser Gedächtnissstörung, die sog. sensorielle Aphasie, auftritt, die Unfähigkeit, für eine Reihe von Objecten die richtigen Wortsymbole zu finden. Dieser erste Fund der Localisation einer bestimmten Function an einer bestimmten Stelle des Grosshirns ist seitdem durch zahlreiche ähnliche Fälle auf das Ueberzeugendste bestätigt worden.

Weiter fanden Fritsch und Hitzig (1870) mittels schwacher electrischer Reizung der Hirnoberfläche beim Hunde, dass bei Erregung genau umschriebener Stellen an der Convexität der Hirnoberfläche im Bereiche des Scheitellappens sich gewisse Muskelgruppen der, der gereizten Hemisphäre entgegengesetzten Körperhälfte contrahiren, und dass zu gewissen Reizbezirken, Reizstellen, gewisse, bei jedem Versuche die gleichen Muskelgruppen gehören. Diese erregbaren motorischen Bezirke der Hirnrinde liegen im vorderen Theil des Scheitellappens.

Von einer am meisten nach vorn gelegenen Stelle können die Nackenmuskeln der anderen Seite in Erregung versetzt werden, ein wenig mehr nach hinten und aussen davon liegt ein Punkt für die Extensoren und Abductoren der Vorderbeine, gleich darunter ein Punkt für die Beugung und Rotation der Vorderbeine. Unmittelbar hinter der Kreuzfurche (Sulcus cruciatus) befindet sich eine erregbare Stelle für die Bewegung der Hinterbeine, um die Sylvi'sche Grube herum liegen Reizpunkte für die vom Facialis versorgten Muskeln und für die Augenmuskeln, weiter nach Aussen ein Herd für die untere Hälfte des Facialis (Kieferschliessung und -Oeffnung, Retraction der Mundwinkel und der Zunge, Ohrbewegung). Alle die vorgenannten, auf Reizung der erregbaren Rindenstellen erfolgenden Bewegungen zeigten sich stets auf der, der gereizten entgegengesetzten Seite. Entfernt man den Rindenbezirk für die Bewegung des Vorderbeins, so zeigt das Thier an der der Exstirpation entgegengesetzten Vorderextremität eine Reihe von Bewegungsstörungen: es setzt dieses Bein beim Laufen ungeschickt auf, es stösst mit demselben schon an geringfügigen Hindernissen an; beim Stehen und Sitzen gleitet das betreffende Bein leicht aus, es wird mit der Dorsal- statt mit der Volarseite aufgesetzt, die Thiere treten, auf den Tisch gestellt, mit dem resp. Vorderbein leicht über den Tischrand in's Leere u. s. f. Nach Tagen bis Wochen, zuweilen erst nach Monaten verlieren die Thiere die Bewegungsstörungen, und nichts erinnert mehr an die Folgen der Operation.

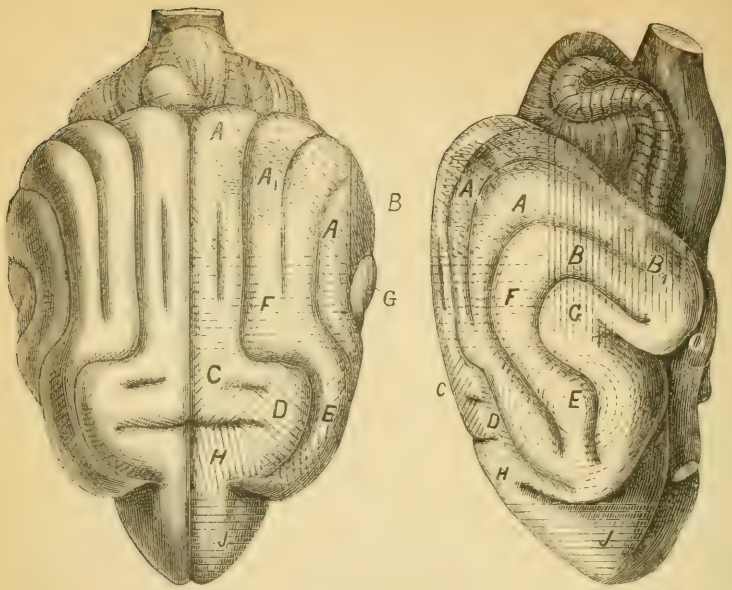
Weiter fand Ferrier vor der Rindenstelle, die zu den Gesichtsmuskeln in Beziehung steht, einen Punkt, von dem aus Kaubewegungen eingeleitet werden können. Aehnlich wie beim Hund sind nach Ferrier die motorischen Rindenstellen auch beim Affen und bei der Katze gelegen. Für das Schaf hat neuerdings Marcacci in der Rinde des Scheitellappens ein Centrum für die Flexion des Vorderbeins, eins für die Drehung des Nackens, eins für die Leck- und eins für die Kaubewegungen gefunden. Endlich sind auch beim Kaninchen motorische Rindenpunkte ermittelt worden. Je weiter abwärts man in den Thierklassen herabsteigt, desto mehr nimmt die Zahl der aufgefundenen Rindenstellen ab.

Sensorielle und sensible Rindenbezirke. Hitzig hatte beim Hunde gefunden, dass Exstirpation im Bereich der Hirnrinde des Hinterlappens, und zwar in dessen mehr nach vorn gelegenem Theile, Blindheit des gegenüberliegenden Auges, verbunden mit Erweiterung der entsprechenden Pupille hervorruft; Reizung dieser Rindenstelle soll Verengerung der Pupille erzeugen. Ausgedehnte Versuchsreihen sind weiter von Ferrier und namentlich von H. Munk durchgeführt worden.

Beim Hund und beim Affen ist die Sehsphäre (Fig. 43, A) oder das psycho-optische Centrum in der Convexität des Hinterhauptslappens gelegen.

Ist der mit A bezeichnete Rindenbezirk beiderseits in möglichster Ausdehnung zerstört, so ist vollständiges Erlöschen aller Gesichts-

Fig. 43.



Grosshirnrinde des Hundes nach H. Munk. A Sehsphäre. B. Hörsphäre. C J Fühlsphäre. O Riechsphäre.

wahrnehmungen und -Vorstellungen zu beobachten, der Hund ist vollkommen blind („vollständige Rindenblindheit"). Freiwillig bewegt er sich nicht von der Stelle; treibt man ihn zu Bewegungen an, so sieht man ihn an jedes Hinderniss anstossen. Die näheren Beziehungen jeder dieser Hirnpartien zu den peripheren Endapparaten der Sehnerven, zu den Netzhäuten, sollen bei der Lehre vom Gesichtssinn erörtert werden.

In der Rinde des Schläfenlappens liegt beim Hunde die Hörsphäre (Fig. 43, B) oder das psycho-akustische Centrum. Nach beiderseitiger vollständiger Exstirpation dieser Rindenfelder erwiesen sich die Hunde vollständig taub, so dass sie auf kein Geräusch mehr die Ohren spitzten („Rindentaubheit").

Der Scheitellappen des Hundes, die seit Fritsch und Hitzig als motorische Sphäre bezeichnete Partie der Grosshirnconvexität in der Umgebung des Sulcus Rolando, nach deren Entfernung schon Schiff eine Herabsetzung der Hautsensibilität beobachtet hatte, wird von H. Munk als die Fühlsphäre angesprochen, und zwar seien die Beziehungen zwischen diesem Hirnabschnitt und dem Gefühlssinn des Körpers ähnlich oder analog denen zwischen Sehsphäre und Gesichtssinn, Hörsphäre und Gehörsinn. Der Gefühlssinn ist hier in seiner Totalität genommen, in so fern er sich nicht nur aus Hautempfindungen (Berührungsgefühl) und Muskelgefühl zusammensetzt,

sondern auch die sog. Innervationsgefühle umfasst d. h. die Wahrnehmung der Bewegungsanregung bei der activen Bewegung.

Nach vorn und medianwärts von der Sehsphäre (Fig. 43, A) liegt beim Hunde die Fühlsphäre für das Hinterbein C. zwischen dieser und der Sehsphäre die Fühlsphäre für das Auge F, zwischen letzterer und der Hörsphäre B. aber etwas mehr nach vorn, ist die Fühlsphäre des Ohrs G, vor der Hinterbeinregion und medianwärts die Fühlsphäre für den Nacken H, weiter auswärts die für das Vorderbein D und noch mehr nach aussen und unten die für den Kopf E. Der am meisten nach vorn in den Stirnlappen gelegene Bezirk J stellt die Fühlsphäre des Rumpfes vor.

Die bei Exstirpationen im Bereich der Fühlsphäre (Fig. 43, C—J) eintretenden Erscheinungen mögen an einigen Beispielen gekennzeichnet werden. Exstirpirt man beim Hunde im Bereich von G, so findet man eine Herabsetzung der Druckempfindlichkeit des gegenüberliegenden Ohres. Exstirpirt man im Bereiche von D, so reagirt der Hund auf Druck, Stechen oder Kneipen des Vorderbeins der gegenüberliegenden Seite schwächer als ein gesunder, er lässt dieses Bein in unbequeme Stellungen bringen, z. B. nach aussen oder auf das Dorsum des Fusses setzen, was ein gesunder Hund nie duldet, und ist ungeschickt, zumal beim Laufen. Exstirpirt man im Bereich des Rindenfeldes H, so trägt der Hund den Kopf schief, und zwar ist der Kopf nach der Seite, auf der die Operation stattgefunden, geneigt; auf der der Verletzung gegenüberliegenden Seite findet sich die Berührungsempfindlichkeit herabgesetzt. Hat man einem Hunde die Convexität im Bereich des Rindenfeldes J z. B. linkerseits fortgenommen, so findet man, dass das Thier die Rückenmuskeln der rechten Seite nicht mehr willkürlich bewegen kann, es dreht sich jedesmal links um, weil die Rechtsdrehung ihm nicht mehr ermöglicht ist. Hat die Abtragung des Bereichs J beiderseits stattgefunden, so ist der Rücken des Thieres dauernd katzenbuckelartig gekrümmt, während Kopf und Hals normaler Weise empfindlich sind.

Bei der Besprechung der Resultate von Fritsch und Hitzig haben wir gesehen, dass man bei Reizung circumscripter Stellen im Bereich der als Vorderbein-, Hinterbein-, Augen- und Ohrregion angesprochenen Rindenfelder combinirte Muskelbewegungen, entsprechend den resp. Reizpunkten, erhält, während nach Exstirpation dieser Theile nirgends Lähmungen, sondern nur Bewegungsstörungen eigenthümlicher, so zu sagen feinerer Art sich bemerkbar machen, welche auf Grund der constatirten, mehr weniger vollständigen Gefühllosigkeit in den entsprechenden Körpertheilen auf die herabgesetzte Empfindlichkeit sich zurückführen lassen, ist es doch genügend bekannt, wie sehr die Fähigkeit, insbesondere feinere Bewegungen auszuführen, an die Integrität des Druck- und Muskelgefühls in dem zu bewegenden Theile geknüpft ist. Es genüge an die als Ataxie (S. 392) bezeichnete Bewegungsstörung zu erinnern, die bei der sog. Tabes dorsalis fast constant vorkommt, wo nachweisbar zuerst eine Herabsetzung des Druck- und Muskelgefühls vorhanden ist, auf die, wenn sie bis zu einer gewissen Höhe sich entwickelt hat, die Bewegungsstörungen folgen, welche sich in erster Linie bei der Ausführung feinerer complicirterer, eine Combination verschiedener Muskelgruppen erfordernder Bewegungen kundgeben. Die Reizversuche, denen das Verdienst der Erschliessung des früher unzugänglichen Gebietes zuzuerkennen ist, haben den Glauben an motorische Centren in der Hirnrinde, oder wie diejenigen sie lieber

nennen, welche den physiologisch unfassbaren „Willen“ dort angreifen lassen, an „psychomotorische Centren“ erweckt; nach den nunmehr gewonnenen Erfahrungen wird man sich nicht mehr der Erkenntniss verschliessen können, dass man es in dem als Fühlsphäre bezeichneten Abschnitt der Grosshirnrinde nur mit Wahrnehmungen und Vorstellungen, die aus den Gefühlsempfindungen fliessen, zu thun hat, und dass demgemäss nur die Bewegungsvorstellungen in der Fühlsphäre die Ursachen der sog. willkürlichen Bewegungen sind.

Endlich scheint die Riechsphäre an der unteren Fläche der Hirnhemisphären im Gyrus Hippocampi gelegen zu sein (Fig. 43, O); wird diese Hirnpartie comprimirt oder durch eine Neubildung zerstört, so erscheint das Geruchsvermögen aufgehoben.

Während nun jede einzelne Sinnesempfindung, wie wir gesehen haben, an einer gesonderten Stelle der Hirnrinde localisirt ist, muss man den Sitz der Intelligenz als den Inbegriff aller aus den Sinneswahrnehmungen stammenden Vorstellungen in die ganze Grosshirnrinde verlegen. Jede Läsion der Grosshirnrinde schädigt die Intelligenz und zwar in um so höherem Grade, je ausgedehnter die Verletzung ist. In Uebereinstimmung damit hat auch Goltz beobachtet, dass nach ausgedehnter Verstümmelung beider Hirnhemisphären die Hunde im Aussehen, wie im Handeln den Eindruck von blödsinnigen machen.

Mittelhirn. Was die Functionen der Stammganglien des Hirns: Streifenhügel, Sehhügel und Vierhügel anlangt, so hat sich bei der tiefen, dem Versuch schwer zugänglichen Lage derselben nicht viel Sicheres über deren Functionen ermitteln lassen. Aus den Erfahrungen, die man an Thieren, deren Grosshirnlappen abgetragen worden sind, gemacht hat (S. 417), geht hervor, dass einmal die Centren für die coordinirten Bewegungen im Mittelhirn gelegen sind, und dass diese auch noch nach Entfernung des Grosshirns durch sensible Reizung reflectorisch in Thätigkeit gesetzt werden können. Enthirnte Thiere erhalten ihr Gleichgewicht, laufen resp. fliegen, wenn sie gestossen werden, während nach Entfernung auch des Mittelhirns diese coordinirten Bewegungen nicht mehr erhalten sind und nur noch einfache Reflexbewegungen, wie am Rückenmark, ausgelöst werden können. Die Vierhügel bilden das Reflexcentrum für eine sehr wichtige Reflexbewegung, nämlich die Verengerung der Pupille auf Lichtreiz. Jedesmal wenn intensives Licht in das Auge fällt, wird der N. opticus erregt, und diese Erregung läuft zu den Vierhügeln und wird hier auf die Fasern des N. oculomotorius übertragen, welche im Auge dessen kleine, zum Ciliarganglion gehende Wurzel bilden; infolge davon verengt sich die Pupille durch Contraction des M. circularis iridis (sphincter pupillae). In der That haben sich der Tractus opticus und der Oculomotorius bis zu den Vierhügeln verfolgen lassen. Dem entsprechend soll Reizung der Vierhügel nach Flourens Verengerung der Pupille bedingen. Nach Zerstörung der Vierhügel bleibt die reflectorische Pupillenverengerung aus. Erfolgt die Zerstörung der Vierhügel nur auf einer Seite, so

bleibt diese Reflexbewegung nur an dem Auge der anderen Seite aus. Reizung eines der vorderen Vierhügel (Fig. 41, c a; S. 415) bewirkt nach Adamük Drehung beider Augen nach der entgegengesetzten Seite.

Zwangsbewegungen. Fast bei allen einseitigen Verletzungen des Mittel- und Stammhirns, sei es des Streifenhügels oder des Sehhügels oder der Vierhügel oder der Hirnschenkel oder der Brücke oder endlich der Seitentheile des verlängerten Marks beobachtet man sog. Zwangsbewegungen. Bald treten unwillkürlich, scheinbar zwangsmässig, anhaltende bis zur Erschöpfung sich fortsetzende eigenthümliche Bewegungen der Rumpf- und Extremitätenmuskeln ein, bald nehmen die willkürlich intendirten Ortsbewegungen diese eigenthümlichen Formen an. Entweder wälzen sich die verletzten Thiere continuirlich um ihre Längsaxe nach der Seite der Verletzung: Rollbewegung, oder sie laufen in kleinen Kreisen nach rechts oder nach links herum, zumeist nach der, der Verletzung entgegengesetzten Seite: Reitbahn- (Manège-) Bewegung, oder sie bewegen ihren Vorderkörper im Kreise bald nach rechts, bald nach links um die Hinterbeine als feststehenden Mittelpunkt: Zeigerbewegung, oder die Thiere überschlagen sich bald nach vorn, bald rückwärts. Die convulsivischen Zusammenziehungen betreffen bald die Muskeln der gleichen, bald der entgegengesetzten Körperhälfte. Ueber die Richtung und Art dieser Zwangsbewegungen liegen zum Theil widersprechende Angaben vor. Bei Verletzung eines Grosshirnschenkels oder eines Sehhügels tritt am häufigsten Reitbahnbewegung, nach Durchschneidung des Grosshirnschenkels dicht an der Brücke oder des Sehhügels Zeigerbewegung, nach Verletzung einer Seitenhälfte der Brücke oder des verlängerten Marks oder eines mittleren Kleinhirnschenkels Rollbewegung um die Längsaxe ein. Bemerkenswerth ist endlich, dass einseitige Verletzung eines mittleren Kleinhirnschenkels eine eigenthümliche Abweichung in der Stellung beider Augen erzeugt (die sog. Magendie'sche Augenstellung), und zwar steht auf der verletzten Seite das Auge nach vorn und unten, während es auf der anderen Seite nach hinten und oben fixirt wird. Nach Steiner liegt die Ursache der Zwangsbewegungen in dem Ausfall der centralen, directen oder reflectorischen (motorischen) Innervation der einen Seite, welcher infolge der bilateral symmetrischen Anlage des Wirbelthierkörpers die normalen gradlinigen Bewegungen in krummlinige umwandeln muss.

Kleinhirn. Den Zwangsbewegungen ähnliche Bewegungsstörungen treten auch nach Verletzung des Kleinhirns auf. Werden oberflächliche Schichten des Kleinhirns verletzt oder exstirpirt, so erfolgen die vom Thier intendirten Bewegungen unregelmässig, und zwar treten nach Verletzung einer Seitenhälfte des Kleinhirns Bewegungsstörungen in der gegenüberliegenden Körperhälfte auf. Nach gänzlicher Abtragung des kleinen Gehirns schwanken die Thiere und sind nicht im Stande eine regelrechte Ortsbewegung auszuführen. Flourens hat darauf hin dem Kleinhirn Beziehungen zur Coordination der

Bewegungen zugeschrieben, und auch die weitere Forschung ist darüber nicht hinausgekommen. In pathologischen Fällen von Mangel oder krankhaften Störungen des Kleinhirns hat man mangelnde Sicherheit der Ortsbewegungen und Neigung zum Fallen, insbesondere nach vorn oder rückwärts, beim Menschen auch die Neigung bez. einen Zwang zum Rückwärtsgehen beobachtet. Meynert spricht das Kleinhirn als Centralstation für den Muskelsinn an. Anderweitige Störungen haben sich dabei nicht constatiren lassen, weder schienen die geistigen Fähigkeiten noch die Sinneswahrnehmungen beeinträchtigt.

Die Hirnschenkel und die Varolsbrücke sind Leitungsorgane für die Fasern (Pyramidenbahnen), welche die willkürliche Erregung zu den Ganglienzellen der Vorderhörner tragen, daher es leicht verständlich ist, dass ihre halbseitige Durchschneidung infolge Ausfalls eines Theils der Körpermuskeln zu Zwangsbewegungen führt. Ebenso treten durch sie die Fasern hindurch, welche die sensible Erregung von der Peripherie durch das Rückenmark zum Hirn tragen. Und zwar enthält nach Meynert der an der Hirnbasis gelegene Theil der Hirnschenkel, der sog. Hirnschenkelfuss die gesammten motorischen, der vor und um den Aquaeductus Sylvii gelegene, die sog. Haube die sensiblen Bahnen für den gesammten Körper (ausschliesslich des Seh- und Riechnerven).

Nach alledem ergibt sich über den Verlauf der Leitungsbahnen im Gehirn (vergl. Fig. 41, S. 415) Folgendes: Die motorischen Leitungsbahnen, die Pyramidenbahnen, verlaufen nach ihrer Kreuzung im verlängerten Mark ausschliesslich auf der gekreuzten Seite durch die Brücke, den Grosshirnschenkelfuss, weiter durch den Stabkranz (Fig. 42, P_1) und enden in den Rindencentren im Bereiche des Scheitellappens. Auf diesem ganzen Verlaufe gehen sie nach Flechsig keine Verbindung mit irgend welchen Ganglien weder mit denen der Brücke noch mit denen des Streifen- oder Sehhügels ein. Höchst wahrscheinlich schliessen sich den Pyramidenbahnen auch die aus Kernen der Med. oblong. entspringenden motorischen Nerven für das Gesicht (N. facialis und hypoglossus) an und enden so auch in der Hirnrinde des Scheitellappens. Von den sensiblen Bahnen der Med. oblong. zieht der Haupttheil ebenfalls durch die Brücke, an deren unterem Ende höchst wahrscheinlich die Kreuzung erfolgt (S. 414), weiter auf der gekreuzten Seite durch die Haube des Grosshirnschenkels und den Stabkranz und endet ebenfalls in der Rinde des Scheitellappens (Fühlsphäre). Daneben bestehen Bahnen zum Kleinhirn (Kleinhirnseitenstrangbahnen, S. 416).

Functionen des Gehirns der Frösche. Das Froschhirn besteht aus den beiden länglich-ovalen Grosshirnhemisphären, welche vorn in die keulenförmigen Riechkolben, die Bulbi olfactorii, übergehen; hinten setzen sich zwei grosse kuglige Körper an, die Lobi optici oder Vierhügel. In dem Raum, welchen die nach hinten divergirenden medialen Ränder der Grosshirnlappen mit den vorderen und medialen Rändern der Vierhügel bilden, liegen zwei kleine pyramidale Körper, mit der Spitze nach vorn und durch eine Commissur verbunden, die Sehhügel

oder Thalami optici. An die Vierhügel schliesst sich das verlängerte Mark an, das eine grosse Rautengrube (4. Ventrikel) enthält. Den kurzen Abschnitt des verlängerten Marks von den Vierhügeln bis zur Rautengrube bezeichnet man wohl auch als Kleinhirn. Hat man einem Frosch die Grosshirnlappen abgetragen, so beobachtet man dieselben Erscheinungen, wie bei enthirnten Vögeln: jede willkürliche Bewegung ist erloschen und ebenso jede bewusste Empfindung. Daher sitzt ein so operirter Frosch Stunden, ja Tage lang ruhig da, ohne eine selbständige Bewegung zu machen. Sobald er aber berührt oder anderweitig gereizt wird, macht er coordinirte Bewegungen, er springt wie ein normaler Frosch, bleibt aber alsdann wieder ruhig hocken, bis ein neuer Reiz auf ihn einwirkt. Setzt man ihn auf ein Brett und hebt oder senkt man langsam das eine Ende desselben, so sieht man ihn die zur Erhaltung des Gleichgewichtes unter der so veränderten Lage seines Körpers erforderlichen Bewegungen machen; erhebt man das eine Ende des Brettes, so sucht der Frosch den höchsten Punkt zu erreichen, er kriecht bis an den Rand des Brettes hinauf u. s. f. Bei Erhaltung des Mittelhirns reichen also die sensiblen und sensoriellen zu letzterem gelangenden Erregungen aus, um die für die Erhaltung des Gleichgewichtes erforderlichen Bewegungen reflectorisch auszulösen. Entfernt man aber noch weitere Theile des Gehirns einschliesslich der Vierhügel, so vermag der Frosch sein Gleichgewicht nicht mehr zu erhalten, er stürzt hinunter, sobald das eine Ende des Brettes, auf dem er sitzt, gehoben oder gesenkt wird. In den Vierhügeln ist nach Blaschko auch das Sehcentrum der Frösche gelegen. Sind nur die Grosshirnlappen entfernt, also noch die Thalami erhalten, so zeigt der Frosch eine eigenthümliche Erscheinung, den Paton-Goltz'schen Quakreflex. Jedesmal wenn man einem solchen Frosch die Rückenhaut streicht, erfolgt ein Quakreflex mit maschinenartiger Regelmässigkeit, und zwar sind es die sensiblen Nerven des Rückens und des Rumpfes, deren Dehnung infolge Streichens den sensiblen Reiz abgibt. Sind die Thalami optici zerstört, so erfolgt der maschinenmässige Quakreflex nicht mehr, also ist zu schliessen, dass das Centrum für den Stimmakt im Sehhügel des Frosches gelegen ist.

Hemmung der Reflexe vom Hirn aus. Bei dem Studium der Reflexbewegungen (S. 397) haben wir den decapitirten Frosch zum Gegenstand der Untersuchung gewählt, und dies hat seinen guten Grund. Die Reflexthätigkeit des Rückenmarks kommt am enthirnten Thiere im vollsten Umfange zur Erscheinung. Thiere dagegen, welche im Besitz ihres Gehirns sind, zeigen auf die gleiche Reizung so gut wie gar keine Reflexbewegung, also ist zu schliessen, dass die Reflexthätigkeit vom Hirn aus gehemmt, unterdrückt werden kann. In der That sehen wir auch am unversehrten Thiere die Reflexthätigkeit wieder in die Erscheinung treten, sobald das Gehirn sei es im Schlafe oder unter der Einwirkung betäubender Mittel, sog. Narcotica (Opium, Aether, Chloroform, Alcohol), vorübergehend ausser Function gesetzt ist. Die Thiere vermögen durch den Willen Reflexbewegungen zu unterdrücken; ist der Wille eliminirt, wie beim decapitirten oder narcotisirten oder schlafenden Thiere, so treten Reflexe prompt ein. Wie hat man sich diese vom Gehirn ausgehende Hemmung zu denken? Man hat sich vorgestellt, dass vom Hirn Reflexhemmungsfasern zu den

Ganglienzellen der Vorderhörner heruntergehen; schickt nun der Wille eine Erregung in diesen Fasern hinunter, so wird dadurch die Uebertragung der sensiblen Erregung in der Ganglienzelle auf die motorische Faser verhindert und zwar etwa in der Weise, als ob diese in entgegengesetzter Richtung in die Ganglienzelle einbrechenden Erregungen, die sensible und die vom Willen gesetzte, gewissermassen durch Interferenz einander aufhöben. Die Vorstellung einer solchen Interferenzwirkung zweier Erregungen erschien um so plausibler, als man fand, dass man z. B. die auf Reizung der Haut eines decapitirten Thieres regelmässig eintretenden Reflexbewegungen hemmen kann, wenn man gleichzeitig an einer anderen Körperstelle eine intensive sensible Erregung applicirt; so bleiben die Abwehrbewegungen des enthirnten Frosches auf Kneipen des Fusses aus, wenn gleichzeitig am anderen Hinterbein oder am Vorderbein eine starke sensible Erregung gesetzt wird, z. B. durch ein Band diese Theile kräftig zusammengeschnürt werden. Indess ist die Annahme solch reflexhemmender Nervenfasern oder gar die eine Zeit lang beliebte Hypothese von Reflexhemmungscentren wohl unnöthig; die Reflexhemmungen infolge gleichzeitiger Reizung zweier sensibler Nerven lassen sich vielmehr nach Schlösser in allen den Fällen, in welchen jeder von beiden Reizen eine antagonistische Bewegung auslöst, einfach erklären; hier muss nothwendigerweise jeder Effect der Reizung ausbleiben. Hierher gehört wahrscheinlich auch die willkürliche Hemmung des Niesens, des Hustens, des (reflectorischen) Lachens u. A., insofern durch den Willen antagonistische Bewegungen angeregt und dadurch der Erfolg der Reflexbewegungen aufgehoben wird. Es können also Reflexbewegungen auch durch Innervation antagonistischer Centren gehemmt werden.

Einem der Grosshirnhemisphären beraubten Frosch, der auf Streichen der Rückenhaut ganz maschinenmässig quakt, braucht nur ein anderer starker Reiz applicirt zu werden, um während der Dauer desselben den Quakreflex verstummen zu lassen. Umschnürt man z. B. eine seiner Extremitäten kräftig, so wird der Quakreflex auf Streichen der Rückenhaut nicht mehr ausgelöst. Sieht man aber genauer zu, welches die directen Folgen einer solchen plötzlichen und energischen Umschnürung bei einem decapitirten Frosch sind, so findet man, dass die Brusthöhle des Frosches sich erweitert, die Kehle nach hinten rückt, die Stimmritze geschlossen bleibt und die Nasenlöcher geöffnet werden, dass mit anderen Worten die Quetschung der Haut der Extremitäten auf reflectorischem Wege eine Inspirationsbewegung bewirkt. Es ist nun leicht begreiflich, dass wenn mit dem Streichen der Rückenhaut, welches die Exspirationsbewegung zur Folge hat, gleichzeitig eine Quetschung der Extremitäten statthat, die für sich eine Inspirationsbewegung auslöst, der Effect beider Reize einander aufhebt, also der Frosch in Ruhe bleibt und nicht quakt.

Mitbewegung und Mitempfindung. Es sind noch zwei Gruppen von Erscheinungen zu erwähnen, die von den Centralorganen, insbesondere vom Gehirn, vermittelt werden, die sog. Mitbewegung und Mitempfindung. Unter Mitbewegung versteht man solche

Bewegungen, welche ohne den Willen neben den willkürlich intendirten Bewegungen eintreten, so die Contractionen der Gesichtsmuskeln bei heftiger Anstrengung, das unwillkürliche Mitbewegen anderer Finger mit einem willkürlich flectirten (besonders des vierten mit dem dritten), die Verengerung der Pupille bei Einwärtsdrehung des Auges (Contraction des M. rectus internus). Diese Mitbewegungen kommen dadurch zu Stande, dass der Wille die intendirte Erregung nicht genügend localisiren oder isoliren kann und daher ausser den für die beabsichtigte Bewegung erforderlichen Ganglienzellen gleichzeitig noch benachbarte und mit letzteren in Verbindung stehende Ganglien erregt; es schiesst gewissermassen die Erregung über die intendirte In- und Extensität hinaus. Verbreitet sich umgekehrt eine Empfindung, (meist den Gemeingefühlen angehörig, so Schmerz, Schauder, Kitzel) über den Bereich der direct angegriffenen Stelle hinaus, so die Schmerzhaftigkeit einer ganzen Gesichtshälfte infolge von Zahnschmerz, das Gefühl des Schauderns über die ganze Haut oder das eigenthümliche Gefühl in den Zähnen beim Hören schriller Töne (Kratzen auf Glas), so spricht man von Mitempfindung. Auch diese kommt dadurch zu Stande, dass die in einer die Empfindung vermittelnden Ganglienzelle des Gehirns anlangende Erregung vermöge ihrer Intensität auf benachbarte und mit jener in Verbindung stehende Empfindungsapparate sich verbreitet, irradiirt, sodass ausser der direct afficirten Partie noch weitere sensible Bezirke in Mitleidenschaft gezogen werden. Der Vorgang der Mitempfindung ist also ebenfalls ein rein centraler; man bezeichnet ihn besser als Irradiation der Empfindung.

Stoffwechsel des Centralnervensystems. Dass die Ganglien, wenigstens bei den Warmblütern, einen im Vergleich zu den Nervenfasern sehr erheblichen Stoffwechsel haben, lässt sich a priori vermuthen, einmal weil die Nervenstämme ausserordentlich arm an Gefässen sind, während überall da, wo Ganglienzellen vorkommen, reichlich Blutgefässe angetroffen werden, sodann weil die Absperrung der Blutzufuhr zu den Ganglienzellen diese sehr schnell functionsunfähig macht, während in den Nervenfasern der deletäre Einfluss der Blutabsperrung sich erst nach einiger Zeit geltend macht. Unterbindet man einem Warmblüter die Bauchaorta oberhalb der Nierenarterien, so tritt sehr bald Lähmung der Hinterbeine ein. Wird das Unterband entfernt, so kann, wenn die Absperrung nicht zu lange gedauert hat, die Lähmung wieder schwinden (Stenson'scher Versuch). Dass in diesem Falle die fast momentane Lähmung auf Absperrung der Blutzufuhr durch die Aa. spinales zum unteren Theil des Rückenmarks zurückzuführen ist, ergibt sich nach Schiffer daraus, dass auch die Sphincteren der Blase und des Mastdarms gelähmt sind (S. 402), und dass die directe Erregung der gelähmten Muskeln noch Contractionen zur Folge hat. Legt man daher die Ligatur tiefer, unmittelbar vor der Theilung der Aorta in die beiden Aa. iliacae an, sodass das Rückenmark noch Blut erhält, so tritt die Lähmung der Beine erst nach ca. 2 Stunden auf, wenn infolge mangelnder Blut-

zufuhr die Muskeln selbst ihre Erregbarkeit eingebüsst haben (S. 319). Die exquisite Abhängigkeit der grauen Substanz von der Blutzufuhr lässt sich noch schlagender am Hirn nachweisen. Das Gehirn erhält durch 4 starke Arterien sein Blut, nämlich beide Aa. vertebrales und beide Carotiden. Das Blut, welches die ersteren zuführen, communicirt durch die Art. basilaris mit beiden Carotiden, nach vorn ist eine Communication durch den Circulus arteriosus Willisii hergestellt, sodass für eine möglichst gleiche Vertheilung des Blutes unter Ausgleichung etwaiger Druckunterschiede Sorge getragen scheint. Ausserdem sind die einzelnen Gefässe des Gehirns von Lymphräumen umgeben (circumvasculäres Lymphgefässsystem, S. 174), sodass der Druck des Blutes sich mit Hilfe dieser in den Lymphräumen befindlichen Flüssigkeit nach allen Richtungen hin ausgleichen kann. Dennoch sind am Gehirn Druckschwankungen bemerkbar, welche von den In- und Exspirationsbewegungen herrühren. Bei geöffneter Schädelhöhle oder bei ganz jungen Kindern, deren Fontanelle (Nähte zwischen Stirn- und Scheitelbein) noch offen ist, kann man direct ein An- und Abschwellen des Gehirns beobachten, entsprechend den Athmungsschwankungen des Blutdrucks (S. 101), und zwar das Anschwellen infolge der inspiratorischen Steigerung und das Abschwellen infolge der exspiratorischen Abnahme des Blutdrucks. Auf diese respiratorischen Blutdruckschwankungen beobachtet man bei trepanirten Pferden noch kleinere, aber frequentere Schwankungen aufgetragen, entsprechend den einzelnen Herzsystolen. Bei sehr gesteigertem Druck auf das Hirn schwindet das Bewusstsein und kann bei Entfernung des Drucks wieder zurückkehren. Erfolgt die Drucksteigerung infolge vermehrter Transsudation in das Gehirn, so kann, wenn infolge einer reichlichen Blutentziehung der Blutdruck abnimmt und die in's Parenchym transsudirte Flüssigkeit in das nun unter geringerem Druck stehende Blut resorbirt wird, das Bewusstsein wiederkehren. Umgekehrt führt ungenügende Blutzufuhr, Anaemie, oder vorübergehende mehr weniger vollständige Absperrung der Blutzufuhr, Ischaemie, zu Ohnmacht, Schwäche, Uebelkeit, Ohrensausen etc. Ein anämischer Mensch, welcher die Folgen verminderten Blutdrucks in sitzender Lage zeigt, kann bei Lage auf dem Rücken diesen Folgen entzogen werden, indem bei horizontaler Lage wieder mehr Blut zum Hirn fliesst. Unterbindet man beide Carotiden und beide Vertebrales, sodass die arterielle Blutzufuhr zum Hirn sistirt ist, so treten, wie Kussmaul und Tenner zuerst gefunden, fallsuchtähnliche Krämpfe auf, ganz wie bei rascher Verblutung. Diese Krämpfe sind als Erstickungskrämpfe zu deuten, indem mangels Zufuhr arteriellen, sauerstoffreichen Blutes zum Hirn die gesteigerte Venosität des Blutes (das Erstickungsblut) als Reiz auf die motorischen Ganglien wirkt (S. 404) und allgemeine Krämpfe auslöst.

Schlaf. Abgesehen von diesen Erfahrungen, welche die directe Abhängigkeit der grauen Substanz und der Centralorgane des Nervensystems überhaupt von der Blutzufuhr darthun, hat man als Beweis für den reichlichen Stoffwechsel der

Nervencentren und die bei ihrer Thätigkeit, analog wie beim Muskel, zu beobachtende Ermüdungserscheinung den Schlaf angesprochen. In derselben Weise wie bei anderen energisch arbeitenden Organen, Muskeln und Drüsen, nur durch Abwechslung von Ruhe und Thätigkeit ein Ersatz für die verbrauchten Stoffe, eine passende Ernährung stattfinden kann, ebenso bedarf das Gehirn, dessen Thätigkeit höchst wahrscheinlich mit einem beträchtlichen Stoffverbrauch einhergeht, von Zeit zu Zeit der Ruhe. Im Allgemeinen bedarf ein erwachsener arbeitender Mann mindestens eines sechsstündigen Schlafes. Greise, die weniger körperliche und geistige Arbeit verrichten, können bei kürzerem Schlaf bestehen. Bei niederen Thieren geht während der kälteren Jahreszeit der Schlaf in den sog. lethargischen Winterschlaf über (S. 294), ebenso bei den Föten. Auch in der ersten Zeit des extrauterinen Lebens der Thiere wird noch der grösste Theil der Zeit verschlafen, so bei Kindern in den ersten 3—4 Monaten etwa $^3/_4$—$^4/_5$ der Zeit. Während des Schlafes befinden sich die Thiere in einem Zustand analog demjenigen, der nach künstlicher Entfernung der Grosshirnhemisphären zu beobachten ist (S. 417); weder Gefühls- noch Sinneseindrücke gelangen zur Wahrnehmung, ebenso wenig werden willkürliche Bewegungen ausgeführt. Es ruht also die eigentliche Seelenthätigkeit und zwar, je nachdem der Schlaf tief oder weniger tief, leise ist, vollständig oder zum grössten Theil. Dagegen gehen, wie bei enthirnten Thieren, die Bewegungen, welche reflectorisch oder automatisch angeregt werden, ungestört vor sich, so die Athmung, die Herzthätigkeit und die geordneten Reflexbewegungen. Ruht die Hirnthätigkeit nicht vollständig, ist der Schlaf leise oder das Erwachen aus dem Schlaf nahe, so können sich in der Psyche Vorstellungen abspielen, die dunkel zum Bewusstsein gelangen, die „Träume", deren Inhalt meist früher aufgenommene periphere Eindrücke bilden, welche von der Psyche gleichsam festgehalten im Schlaf reproducirt werden. Die Traumvorstellungen können, dem Thier unbewusst, Bewegungen induciren, es kann, wie bei Affecten, unter Umständen zum Sprechen, Weinen, Heulen etc. kommen. Liegt auch dem Schlaf höchst wahrscheinlich eine Ermüdung der grauen Substanz infolge ihrer Thätigkeit zu Grunde, so wissen wir doch nicht, welcher oder welche Stoffe diese Ermüdung bewirken. Mit wenig Recht hat man die Milchsäure als den hauptsächlichen Ermüdungsstoff angesprochen, indess ist weder ihre reichliche Entstehung bei der Hirnthätigkeit erwiesen, noch gelingt es durch Milchsäure Schlaf herbeizuführen. Dagegen ist es nunmehr sicher gestellt, dass Thiere, von denen alle sensiblen und sensoriellen Erregungen fern gehalten werden, in Schlaf verfallen, und dem entspricht es auch, dass der Schlaf um so leichter eintritt, je weniger Sinneseindrücke dem Gehirn zugeleitet werden. Starke Sinneseindrücke vermögen daher den Schlaf zu unterbrechen, führen Erwachen herbei, das, je nachdem das Gehirn ausgeruht ist oder nicht, anhalten oder wieder in Schlaf übergehen kann. Bei den Menschen ist die Tiefe des Schlafes meist individuell. Von den Thieren haben die Pferde im Allgemeinen einen leisen Schlaf, die Rinder einen tiefen Schlaf. Bei den Hunden wechselt die Tiefe des Schlafes ebenfalls individuell; bemerkenswerth ist, dass gerade Hunde zum Träumen sehr disponirt sind. Auch hört man sie nicht selten während des Schlafes bellen und heulen.

Hirnnerven.

Die drei specifischen Sinnesnerven, der N. olfactorius (I), opticus (II) und acusticus (VIII) sind als Hirntheile zu betrachten, wie dies besonders deutlich im fötalen Zustand hervortritt. Ihre Nervenfäden sind viel zarter und mit weniger starken Markscheiden ausgestattet, als die der übrigen Hirnnerven. Wir werden diese Nerven bei der Lehre vom Geruchs-, Gesichts- und Gehörssinn näher betrachten. Die Durchschneidung dieser spec. Sinnesnerven ist nicht von Schmerzempfindungen begleitet.

Der N. oculomotorius (III) lässt sich durch die Grosshirnschenkel bis zum Boden des Aquaeductus Sylvii verfolgen. Er versorgt die äusseren Augenmuskeln und zwar den M. rectus sup., inf., int., den M. obliquus inf., den M. levator palpebrae sup., bei den Säugethieren noch den M. retractor bulbi, welcher innerhalb der von den vier geraden Augenmuskeln gebildeten Pyramide den Opticus umfassend zur Sclerotica läuft. Ausserdem versieht er den M. circularis iridis (sphincter pupillae), verengt also die Pupille und innervirt endlich noch den Ciliarmuskel oder Tensor choroideae, welcher der Accommodation, der Einstellung des Auges auf die Nähe, vorsteht; auf letzteren kommen wir bei der Accommodation noch zurück. Obwohl demnach der Oculomotorius nur kurze platte und runde Muskeln versieht, enthält er doch gegen 15 000 einzelne Nervenfasern, mehr als jeder einzelne der übrigen Hirnnerven. Auf die Innervation eines jeden Muskels mit so zahlreichen Nervenfasern ist es wohl zurückzuführen, dass die Thiere so ausserordentlich feine Bewegungen mit ihren Augenmuskeln ausführen können. Dass bei Reizung des Opticus durch in das Auge fallendes helles Licht die Erregung in den Vierhügeln auf den Oculomotorius übertragen wird und so zu reflectorischer Pupillenverengerung führt, haben wir bereits gesehen (S. 422). Es müssen also die Kerne beider Nerven, des Opticus und Oculomotorius, in den Vierhügeln mit einander in Verbindung stehen. Zwischen den Kernen der Oculomotorii beider Seiten muss bei manchen Thieren (Mensch, Affe, Hund, Katze) im Hirn eine innige Verbindung bestehen, wie daraus hervorgeht, dass, auch wenn Licht nur in ein Auge fällt, doch stets in beiden Augen die Pupille sich verengt (consensuelle Pupillarreaction). Endlich scheint auch central ein Zusammenhang zwischen den Fasern, welche zum Sphincter pupillae, und denen, welche zum Rectus internus gehen, zu bestehen; denn jedesmal wenn das Auge nach einwärts gewandt wird, verengt sich die Pupille. Auch dieses Vorganges von Mitbewegung ist bereits gedacht worden (S. 427). Nach Durchschneidung oder Lähmung eines Oculomotorius sinkt das obere Augenlid herab (Ptosis), der Augapfel, welcher nur noch wenig beweglich ist, wird durch den vom N. abducens (VI) versorgten M. rectus externus nach aussen gedreht (Schielen nach aussen: Strabismus divergens) und tritt infolge Lähmung des Retractor mehr aus der Orbita hervor. Die etwas erweiterte Pupille

ist auf Lichtreiz reactionslos, und das deutliche Sehen in der Nähe ist infolge Lähmung des Accommodationsapparates aufgehoben.

Der vierte und kleinste Hirnnerv, der N. trochlearis, lässt sich durch die Querfasern des Pons bis zu einer grauen Masse am Boden des Aquaeductus Sylvii (Trochleariskern) verfolgen; er versorgt den M. obliquus sup. Nach seiner Durchschneidung ist die Drehung des Augapfels nach unten und aussen aufgehoben, der Augapfel ist daher nach oben und innen gestellt. Infolge dessen kommt es bei einseitiger Trochlearislähmung beim Fixiren eines Gegenstandes mit beiden Augen zu schief übereinanderstehenden gleichnamigen Doppelbildern, und zwar ist das vom Augapfel der gelähmten Seite entworfene Bild das tieferstehende; die oberen Spitzen der Bilder sind gegen einander geneigt.

Der N. abducens (VI), welcher aus einer grauen Masse am Boden der Rautengrube entspringt (Abducenskern), geht nur zum M. rectus ext. des Auges. Ist dieser Nerv gelähmt, so stellt sich infolge Retraction des antagonistischen M. rectus int. Einwärtsdrehung des Auges, Schielen nach innen, Strabismus convergens ein.

Der fünfte Hirnnerv, der N. trigeminus, entspringt wie ein Rückenmarksnerv mit zwei Wurzeln, einer vorderen kleineren motorischen (Portio minor) von den grauen Kernen der Med. obl., welche die Fortsetzung der Vorderhörner bilden (S. 408), am Boden des vierten Ventrikels und einer hinteren grösseren sensiblen (Portio major), welche sich tief in die Corp. restiformia der Med. oblong. ziemlich bis zur Grenze gegen das Halsmark verfolgen lässt. An dieser hinteren Wurzel findet sich noch das Ganglion Gasseri, und kurz dahinter verbinden sich beide Wurzeln zu einem gemischten Nervenstamm, der sich dann in drei grosse Aeste: den Augen-, Oberkiefer- und Unterkieferast spaltet. Von dem letzteren treten die motorischen Fasern als R. crotaphitico-buccinatorius ab und versehen die Kaumuskeln der entsprechenden Seite (mit Ausnahme des Buccinator): den M. masseter, temporalis, pterygoideus ext. und int.; ein anderer Theil geht in den R. alveolaris inf. über, um den M. mylo- und geniohyoideus, den vorderen Bauch des M. digastricus und tensor palati mollis zu innerviren. Der sensible Theil des Trigeminus ist wesentlich Gefühlsnerv für die Kopf- und Gesichtshaut der entsprechenden Seite, ebenso für die Dura mater, den Augapfel, Nasen- und Mundschleimhaut, Vorderfläche des äusseren Ohrs und äusseren Gehörgang. Durchschneidet man daher den Stamm des Trigeminus in der Schädelhöhle, eine Operation, die Fodera zuerst ausgeführt und Magendie besonders ausgebildet hat, so findet man zunächst vollständige Anästhesie der betreffenden Kopfhälfte. Ferner wird infolge Lähmung der gleichseitigen Kaumuskeln der Unterkiefer, hauptsächlich durch die Wirkung der Mm. pterygoidei der anderen Seite, nach der gelähmten Seite hinübergezogen. Ueberleben die Thiere die einseitige Durchschneidung des Trigeminus längere Zeit, so werden die Zähne der gelähmten Kieferhälfte ganz schief abgeschliffen. Da der N. lingualis vom Trigeminus die Zunge mit Empfindlichkeit versorgt, so ist nach

Durchschneidung des Trigeminus die gleichseitige Hälfte der Zunge, ebenso wie die der Maulschleimhaut unempfindlich, infolge dessen wird diese bei der einseitigen Wirkung der Kaumuskeln leicht verletzt, die Thiere beissen sich in die unempfindliche Zunge. Infolge der Anästhesie des vom Trigeminus versorgten Auges ist der Reflexakt des Schlusses der Augenlidspalte auf Reizung der Augenbindehaut (S. 408) aufgehoben (während der willkürliche Schluss des Auges, der vom N. facialis vermittelt wird, fortbesteht). Es ist daher das Auge nun den äusseren Schädlichkeiten ausgesetzt; kleine in das Auge fallende Körperchen werden infolge Lähmung des Trigeminus nicht mehr reflectorisch durch den Lidschlag entfernt, bleiben auf der Hornhaut liegen, welche ihrerseits mangels des Lidschlags nicht genügend mit der Thränenfeuchtigkeit benetzt und daher trocken wird und ihre Durchsichtigkeit einbüsst. Ausserdem ist der N. lingualis des Trigeminus für den vorderen Theil der Zunge bis zu den Papillae vallatae auch Geschmacksnerv. Von den Nasenästen des Trigeminus wird der Reflex des Niesens (S. 408) ausgelöst, und dies deutet darauf hin, dass die Kerne des Trigeminus in der Med. oblong. in inniger Verbindung mit dem Centrum stehen, von welchem die Exspiratoren innervirt werden. Das Niesen, welches eintritt, wenn man in die Sonne sieht, muss nach Brücke wohl so gedeutet werden, dass die Erregung der Ciliaräste des Trigeminus durch das Sonnenlicht im Centralorgan auf diejenigen Ganglienzellen irradiirt, in welchen die Nasenäste des Trigeminus enden (daher die Empfindung von Kriebeln in der Nase), und erst von diesen aus reflectorisch die Exspirationsbewegung des Niesens eingeleitet wird. Sehr starke Reizung der Nasenschleimhaut ruft nach Hering, Kratschmer, Filehne u. A. langdauernden Exspirationsstillstand hervor.

Weiter enthält der Trigeminus secretorische Fasern, also Nervenfasern, welche direct die Drüsensecretion beeinflussen, und zwar solche für die Thränendrüse und beim Hunde und der Katze auch für die Orbitaldrüse. Reizung des N. lacrymalis ruft sehr reichliche Thränenabsonderung hervor und zwar unabhängig von Veränderungen der Blutströmung, durch directe Einwirkung auf die Drüsenzellen, wie sich daraus ergibt, dass auch noch am abgeschnittenen Kopf diese Secretion zu erzielen ist, und ferner daraus, dass nach anhaltender Thätigkeit dieser Drüsen infolge electrischer Reizung des N. lacrymalis ihre Zellen verkleinert und stärker getrübt erscheinen (S. 234). Durch Reizung aller sensiblen Hirnnerven wie der oberen Spinalnerven kann reflectorisch Thränenabsonderung hervorgerufen werden, ebenso direct vom Hirn aus (Angst, Furcht, Wuth). So bilden Aeste des Trigeminus z. B. die Ciliaräste beim Blicken in die Sonne oder bei Berührung der Conjunctiva, die Nasenäste bei mechanischer oder chemischer Reizung der Nasenschleimhaut die sensible Bahn, deren Erregung sich im Centrum auf den N. lacrymalis überträgt. Die in der Bahn des Trigeminus verlaufenden Secretionsfasern für die Submaxillardrüse entstammen, wie wir sehen werden, dem N. facialis; wir besprechen daher die Secretionsfasern der Submaxillaris erst beim

Facialis. Ist der Trigeminus auch nicht Secretionsnerv für die Speicheldrüsen, so enthält er doch Fasern, welche reflectorisch die Absonderung der Speicheldrüsen hervorrufen; es sind dies seine sensiblen Fasern, welche in der Mund- und Zungenschleimhaut sich verbreiten, deren Erregung durch die in die Mundhöhle eingeführte Nahrung erfolgt und zwar um so stärker, je trockener dieselbe, und in der Med. oblong. (S. 409) auf die Secretionsfasern für die Speicheldrüsen übertragen wird. Den secretorischen Nerv für die Orbitaldrüse bildet ein Zweig vom N. buccinatorius. Ferner führt der Trigeminus (und zwar zumeist der N. infraorbitalis) secretorische Fasern für die Schweissdrüsen der Gesichtshaut beim Pferde und der Rüsselscheibe des Schweines. Endlich enthält der Trigeminus gefässverengernde, vasomotorische Fasern für das Auge, für die Nasenhöhle und einen Theil der Mundhöhle, Fasern, welche höchst wahrscheinlich dem Sympathicus entstammen und sich nur den Bahnen des Trigeminus zugesellen. Nach Durchschneidung des Trigeminus sind daher die Gefässe der angeführten Partien erweitert.

Man hat dem Trigeminus auch noch trophische Fasern zugeschrieben d. h. solche, welche direct die Ernährung der Gewebe beherrschen sollen, und dies aus gewissen Folgeerscheinungen nach seiner Durchschneidung erschlossen. Wird nämlich der Trigeminus einseitig in der Schädelhöhle durchschnitten, so beobachtet man, abgesehen von der Unempfindlichkeit des gleichseitigen Augapfels, dass sehr bald die Conjunctiva sich stark röthet und mit eitrigem Schleim bedeckt; die Hornhaut verliert ihre Durchsichtigkeit, ihr oberflächliches Epithel stösst sich ab, dann entzündet sich die Hornhaut, es entstehen eitrige Geschwürchen darin, die Entzündung verbreitet sich auf die tieferen Theile des Auges, schliesslich brechen die Geschwüre durch, das ganze Auge vereitert und wird zerstört. Man nennt diese eitrige Entzündung des ganzen Augapfels: Panophthalmie oder Trigeminusophthalmie. Schon Schiff hat in der Unempfindlichkeit des Auges und in dem infolge dessen aufgehobene Reflexschluss der Augenlider die Ursache dafür erkannt, dass aus der Luft in das Auge gelangende feste Partikelchen nicht mehr durch die Lidbewegung entfernt werden; nur sollte das infolge der gleichzeitigen Gefässlähmung blutüberfüllte Auge zu Entzündungen leichter disponirt sein und daher schon jene festhaftenden Partikelchen eine Entzündung herbeiführen (neuroparalytische Entzündung). Weiter zeigte Snellen, dass die Entzündungserscheinungen ausbleiben, wenn nach der Durchschneidung des Trigeminus das unempfindliche Auge der operirten Seite vor dem Zutritt äusserer Schädlichkeiten bewahrt wird, indem man entweder die Augenlider zunäht und noch einen empfindlichen Theil, z. B. beim Kaninchen das Ohr derselben Seite, so vor das Auge näht, dass die hintere Ohrfläche, welche nicht vom Trigeminus, sondern vom R. auricularis n. vagi mit sensiblen Fasern versorgt wird, nach vorn liegt, oder, wie dies Meissner und Büttner gethan, eine steife Lederkapsel vor das unempfindliche Auge befestigt. Es bedarf nicht einmal zur Verhütung der Entzündung eines absoluten Abschlusses des gefühllosen Augapfels, vielmehr genügt es schon, wenn man ein durchbrochenes feines Drahtgitter z. B. den Deckel einer Tabakspfeife vor das Auge befestigt. In gleicher Weise können die Geschwüre der Nasen- und Maulschleimhaut der Thiere auf mechanische Ur-

sachen zurückgeführt werden. Infolge der Unempfindlichkeit der Nasenschleimhaut der operirten Seite ist die Reflexbewegung des Niesens aufgehoben, welche durch die in die Nase eindringenden Fremdkörper hervorgerufen wird und die zur Ausstossung des eingedrungenen Fremdkörpers durch einen kräftigen Exspirationsstoss führt (S. 409). Der durch die liegen bleibenden Fremdkörper unterhaltene Reiz führt zu Entzündungen und zur Bildung von Geschwüren. Ebenso entstehen die Geschwüre der Maulschleimhaut dadurch, dass die Thiere sich in die unempfindliche Zunge und in die Schleimhaut der Backen beissen, und diese häufige Verletzung der Maulschleimhaut durch die Zähne hat Geschwürsbildung zur Folge. Demnach liegt für die Annahme besonderer trophischer Fasern im Trigeminus bislang kein stichhaltiger Grund vor.

Der N. facialis (VII), welcher aus einer grauen Masse am Boden des IV. Ventrikels (Facialiskern) entspringt, ist ein rein motorischer Nerv, er versieht die Muskeln des Gesichts (deshalb auch „mimischer Nerv" genannt), und zwar den M. frontalis, den corrugator supercilii und den orbicularis palpebrarum, die Muskeln der Wange, darunter den zu den Kaumuskeln gehörigen M. buccinator, ebenso die äusseren Ohrmuskeln, ferner den M. levator alae nasi; wegen der Wirkung des letzteren heisst er der „Athmungsnerv des Gesichts". Auch die Muskeln des Mundes, der Ober- und Unterlippe werden von ihm versorgt, endlich gehen Zweige von ihm zum Platysma myoides, zum M. stylohyoideus und zum hinteren Bauch des Digastricus, bei Thieren auch zum M. stylomaxillaris. Bei den Thieren mit beweglichem Rüssel ist der Ast des Facialis zum Rüssel sehr stark, zo z. B. beim Elephanten etwa so stark wie der Ischiadicus des Menschen. Die beweglichen Barthaare der Thiere erhalten die Muskelfasern ihres Haarbalgs vom Facialis innervirt. In dem Maasse als bei den Thieren die Gesichtsmuskulatur und der Gesichtsausdruck abnimmt, wird auch der Facialis dünner. Nach seinem Eintritt in den Fallopi'schen Canal des Felsenbeins bildet der Facialis das Ganglion geniculi und entsendet von diesem den N. petrosus superficialis major zum Gangl. spheno-palatinum, von welchem die Nn. palatini descendentes zur Uvula gehen und den M. levator palati mollis und azygos uvulae versorgen. Gleich hinter dem Ganglion geniculi geht ein Zweig zum M. tensor tympani ab. Ursprünglich, ein rein motorischer Nerv, nimmt der Facialis im Fallopi'schen Canal durch den N. petrosus superficialis major sensible Fasern vom Trigeminus auf, geht dann nach seinem Austritt aus dem For. stylomastoideum noch zahlreiche Verbindungen mit Fasern des Trigeminus, des Vagus und der Halsnerven ein, daher nur seine Durchschneidung in der Schädelhöhle nicht von Schmerzempfindungen begleitet ist. Endlich führt der Facialis gefässverengernde Fasern für die Wangen und Lippen.

Abgesehen von diesen motorischen Fasern enthält der Facialis secretorische Fasern für die Submaxillar- und Sublingualdrüse, welche in der Bahn der Chorda tympani verlaufen. Die Chorda tympani, welche im Fallopi'schen Canal hinter dem Gangl. geniculi abgeht, durchläuft die Paukenhöhle, gelangt zwischen Hammergriff

und langem Ambossschenkel in die Fissura Glaseri, verlässt durch diese das Schläfenbein, steigt dann zum Stamm des Lingualis (vom III. Ast des Trigeminus) herab, verbindet sich mit ihm auf eine kurze Strecke, geht dann als feines Stämmchen zum Ganglion submaxillare und von diesem zur Submaxillardrüse. Wird die Chorda tympani (oder der Stamm des Lingualis) gereizt, so ergiesst sich, wie C. Ludwig entdeckt hat, aus dem Wharton'schen Gang der Drüse reichlich Speichel und zwar so, dass man bei fortgesetzter Reizung der Chorda beim Hund in der Stunde bis zu 60 Grm. Speichel erhalten kann. Der Chordaspeichel ist reichlich, klar, von wasserhellem Aussehen, etwas fadenziehend, aber noch ziemlich dünnflüssig und arm an festen Bestandtheilen; er enthält etwa 1—2 pCt. feste Bestandtheile. Beim Tetanisiren der Chorda erweitern sich nach Cl. Bernard die Drüsengefässe, die Blutströmung ist infolge Verringerung der Widerstände ausserordentlich beschleunigt, sodass das Blut noch jenseits der Capillaren in den Venen pulsirt und hellroth, arteriell aus der angeschnittenen Drüsenvene ausfliesst. Es hat offenbar bei der Schnelligkeit der Blutströmung das Blut nicht genügende Zeit, an das Drüsengewebe seinen Sauerstoff abzugeben. Danach könnte man meinen, dass die Chorda vielleicht durch ihre Einwirkung auf die Gefässe, deren Ringmuskeln erschlaffen, durch den gesteigerten Capillardruck und die so bedingte Zunahme der Transsudation aus dem Blut die Steigerung der Drüsensecretion bewirkt. Diese Vermuthung hat Ludwig auf's schlagendste durch den Nachweis widerlegt, dass der Druck, unter dem der Chordaspeichel secernirt wird, grösser ist als der zeitige Blutdruck in der Carotis, ja sogar letzteren bis zu 100 Mm. Hg überbieten kann, dass ferner die Temperatur des Speichels um $1—1\frac{1}{2}^0$ C. höher sein kann als die Bluttemperatur, und endlich, dass auch am abgeschnittenen Kopf, also nach Erlöschen der Circulation sich durch Reizung der Chorda Speichelsecretion erzielen lässt. Ausserdem haben wir schon früher (S. 117) gesehen, dass mit der Secretion, mit der Thätigkeit der Drüse auch morphologische Veränderungen der Drüsenzellen einhergehen, sodass die directe Einwirkung der Drüsennerven auf die Thätigkeit der Drüsenzellen über jeden Zweifel erhaben ist. In der Norm wird die Erregung der Chorda reflectorisch von den sensiblen und Geschmacksfasern des N. lingualis vom Trigeminus (S. 432) und vom Glossopharyngeus (S. 437) vermittelt; die in die Mundhöhle eingeführten Substanzen geben für letztere den mechanischen oder chemischen Reiz ab, das Reflexcentrum bildet der Facialiskern in der Med. obl. (S. 409).

Wird der N. facialis einer Seite innerhalb der Schädelhöhle durchschnitten oder pathologisch durch Druck von Seiten einer Geschwulst gelähmt, so treten eine Reihe auffallender Erscheinungen ein. Zunächst ist die gleichseitige Gesichtshälfte vollständig gelähmt, die Stirn auf dieser Seite faltenlos, das Auge steht offen (Hasenauge oder Lagophthalmus); die Wange hängt schlaff herab, das Nasenloch ist verengt und wird bei der Athmung nicht bewegt, der Mundwinkel hängt herunter, der Mund kann nicht gespitzt werden. Im Affect

(Lachen, Weinen) tritt diese Abweichung beider Gesichtshälften noch deutlicher hervor; sie ist einzig und allein die Folge der auf dieser Seite bestehenden Lähmung der Gesichtsmuskeln. Die Aufnahme von Speise und Trank ist dadurch erschwert, dass einmal der Lippenspalt auf der kranken Seite nicht vollständig geschlossen ist, daher ein Theil des Mundinhaltes wieder herausfällt, und das Kauen dadurch behindert, dass der gelähmte Buccinator die zwischen Zähne und Backen verirrten Speisetheile nicht mehr unter die Mahlzähne zurückbringen kann; der Mensch und der Affe drücken die hierher gelangten Theile mit der Hand in die Mundhöhle zurück; bei den übrigen Thieren bleiben sie liegen, häufen sich immer mehr an und gehen dann leicht in Fäulniss über. Infolge Lähmung der zur Uvula gehenden Nervenzweige wird dieselbe infolge der einseitigen Muskelwirkung meist nach der gesunden Seite gezogen. Der Reflex von den sensiblen Nerven der Mundschleimhaut und Zunge auf die Speichelsecretion der Submaxillaris und Sublingualis hört infolge Lähmung der Chorda tympani auf. Erfolgt die Durchschneidung oder Lähmung erst nach dem Austritt des Facialis aus dem Schläfenbein, so sind nur die Gesichtsmuskeln gelähmt, die im Fallopi'schen Canal abgehenden Nervenzweige zu dem Zäpfchen und zu den Speicheldrüsen bleiben unbetheiligt.

Bei den Thieren, deren Nasenflügel bei der Athmung spielen, ist der Nasenflügel der operirten Seite unbeweglich, wird aber vermöge der durch seine Knorpel bedingten Steifigkeit offen gehalten. Durchschneidung beider Faciales macht bei den Thieren, welche wesentlich durch die Nase athmen, wie das Kaninchen und das Pferd, das Athmen sehr erschwert. Ja beim Pferd soll Durchschneidung beider Faciales im Gesicht nach Cl. Bernard zur Erstickung führen; da ihre Nasenflügel der Knorpel entbehren, so werden sie, wenn mit Beginn der Inspiration in den Lungen und secundär in der Nasenrachenhöhle der Druck negativ wird, durch den stärkeren äusseren Luftdruck an einander gepresst und verschliessen so ventilartig der Luft den Zutritt. Indem nun die Pferde nicht dauernd durch das Maul athmen können, gehen sie nach einiger Zeit an Luftmangel zu Grunde. Jedoch hat Ellenberger bei sonst gesunden Pferden auf Durchschneidung beider Nn. faciales den Tod nur selten eintreten sehen. Infolge Lähmung der äusseren Ohrmuskeln hängt das Ohr der afficirten Seite beim Pferd, Hund und Kaninchen schlaff herab und kann nicht gespitzt werden. Die Lähmung des zum M. tensor tympani gehenden Zweiges hat eine gesteigerte Empfindlichkeit gegen laute Geräusche zur Folge.

Ist beim Menschen der N. facialis gelähmt, so hängt die Backe und der Mundwinkel dieser Seite schlaff herab, der Mundwinkel der gesunden Seite steht höher, zugleich ist der Mund nach dieser Seite hin verzogen. Erschlaffen die contrahirten Muskeln der gesunden Seite, so kehren sie mangels des Zuges der kranken Seite nicht mehr zu ihrer früheren Länge zurück, daher ist auch, während der Unthätigkeit der gesunden Seite, das Gesicht nach dieser hin verzogen (S. 341). Das Gleiche ist bei Thieren der Fall. Nun wird aber, wie ebenfalls bekannt, ein thätiger Muskel immer kräftiger, ein unthätiger schwächer, atrophisch, daher retrahiren

sich infolge der Unthätigkeit die Muskeln der kranken Seite und ziehen nun, wenn die Muskeln der anderen Seite in Ruhe sind, das Gesicht nach der gelähmten Seite hinüber. Bei jungen Thieren kommt es nach Brücke verhältnissmässig schnell zu der Verziehung des Gesichts nach der kranken Seite, indem hier die Unthätigkeit der Muskeln viel schneller Ernährungsstörungen an ihnen selbst setzt und sie verkürzt. Nicht minder sollen unter dem Zug der Muskeln die wachsenden Knochen eine Verkrümmung erfahren und so auch ihrerseits zu der Verziehung des Gesichts nach der kranken Seite Veranlassung geben.

Da die Lidspalte infolge Lähmung des Orbicularis weder willkürlich noch reflectorisch geschlossen werden kann, so ist ebenso, wie nach der Durchschneidung des Trigeminus, der Augapfel allen äusseren Schädlichkeiten ausgesetzt. Daher kommt es in manchen Fällen auch bei alleiniger Durchschneidung des Facialis, ungeachtet der erhaltenen Sensibilität des Auges, zu Entzündungen, die indessen nur zu einer mehr oder weniger vollständigen Trübung der Hornhaut führen, ohne dass, wie nach Durchschneidung des Trigeminus, das ganze Auge zu Grunde ginge.

Der N. glossopharyngeus (IX), der vom Boden der Rautengrube aus den Alae cinereae sowie aus den Corp. restiformia entspringt und daher ein gemischter Nerv ist, hat im Foramen jugulare, seinen hinteren sensiblen Fasern ansitzend und daher analog dem Spinalganglion, das Ganglion Ehrenritteri und nach dem Austritt aus dem Loch das Ganglion petrosum. Er ist zunächst der spec. Geschmacksnerv für den hinteren Theil der Zunge, von den Papillae vallatae ab, in denen seine Fasern enden, und wahrscheinlich auch für die Gaumenbögen, die ebenfalls Geschmacksempfindungen vermitteln sollen. In dieser Beziehung werden wir ihn noch bei der Lehre vom Geschmackssinn genauer zu betrachten haben. Ausserdem ist er sensibler Nerv für die Zungenwurzel, für die Gaumenbögen, die Tonsillen und die Vorderfläche der Epiglottis. Die Erregung seiner Geschmacksfasern führt reflectorisch die Secretion der Speicheldrüsen herbei, die Erregung seiner sensiblen Fasern am weichen Gaumen und an der Epiglottis löst reflectorisch in der Med. oblong. (S. 408) den Schling- und Schluckakt (S. 118) aus. Die motorische Bahn für letzteren Reflexvorgang bilden die motorischen Fasern (R. pharyngobasilaris) des Glossopharyngeus, welche zum Levator palati mollis, azygos uvulae und stylopharyngeus gehen; diese Muskeln werden auch vom R. pharyngeus n. vagi versorgt. Der ebenfalls beim Schlingakt betheiligte M. hyoglossus wird vom N. hypoglossus innervirt. Endlich enthält der Glossopharyngeus secretorische Fasern für die Parotis. Diese Fasern treten mit seinem als N. Jacobsonii bezeichneten Paukenhöhlenzweig in die Paukenhöhle, um durch die Decke derselben den N. petrosus superficalis minor zu erreichen und auf dessen Bahn zum Gangl. oticum zu ziehen, von wo dieselben durch einen feinen Zweig des R. auriculo-temporalis Trigemini zur Parotis gelangen. Electrische Reizung des N. Jacobsonii von der eröffneten Paukenhöhle aus beim Hunde hat Ausscheidung eines reich-

lichen dünnen und an festen Bestandtheilen, insbesondere organischen Substanzen armen Parotidensecrets zur Folge. Das Nämliche ist der Fall bei reflectorischer Reizung von der Mundhöhle aus z. B. durch Essigsäure; hier bildet der N. lingualis vom Trigeminus und vom Glossopharyngeus die sensible Bahn, das Centrum ist der Nervenkern des Glossopharyngeus in der Med. oblong. (S. 409). Es wirkt also der N. Jacobsonii auf die Parotis ganz analog ein, wie die Chorda tympani auf die Submaxillaris und Sublingualis (S. 435).

Der N. hypoglossus (XII) entspringt von den Alae cinereae am Boden des IV. Ventrikels und kommt zwischen den Pyramiden und Oliven des verlängerten Marks hervor. Es ist danach ein rein motorischer Nerv, und zwar der Bewegungsnerv der Zunge. Er innervirt ausser den eigentlichen Muskeln der Zunge (M. longitudinalis sup. und inf., transversus linguae) auch den Genioglossus, hyoglossus und styloglossus. Insofern die Zunge der wesentlichste Theil für die Articulation ist, fungirt er auch als Sprechnerv; auf seiner Lähmung beruht das Stammeln im Rausch und im Schlaf, sowie infolge einer Hirnblutung. Auch führt er gefässverengernde Fasern für die Zunge. Ferner ist der N. hypoglossus der translatorische Nerv für den Kehlkopf, indem er durch seinen R. descendens den M. sternohyoideus, sternothyreoideus und omohyoideus versorgt, welche den Kehlkopf nach unten ziehen. Nach Durchschneidung beider Hypoglossi sind Hunde wegen der Lähmung sämmtlicher Zungenmuskeln nicht mehr im Stande, Flüssigkeiten aufzunehmen, da sie zu dem Zweck die Zunge in eine löffelartige Hohlform bringen müssen (S. 118); beim Kauen fällt ihnen das Futter aus dem Maule heraus, es kann nicht bis zum Schlunde fortbewegt werden. Dagegen kommen, wenn man ihnen den Bissen künstlich bis an den Schlundkopf bringt, Schlingbewegungen zu Stande, da diese vom Glossopharyngeus und Vagus beherrscht werden.

Beim Menschen beobachtet man bei einseitiger Lähmung des Hypoglossus, dass die Zunge schief nach der gelähmten Seite herausgestreckt, nach der gesunden aber in die Mundhöhle zurückgezogen wird. Nach Schiff zieht jeder Genioglossus den Spitztheil der Zunge nach vorn und nach der entgegengesetzten Seite, sodass nur aus dem Zusammenwirken beider die gerade Richtung hervorgeht, daher bei Lähmung eines Genioglossus die Zungenspitze schief nach der gelähmten Seite herausgestreckt wird. Wirkt dagegen der M. hyo- und styloglossus (und der M. longitudinalis linguae) der gesunden Seite, so wird diese Zungenhälfte kürzer und dicker und daher die Zunge nach der gesunden Seite zurückgezogen.

Der Hypoglossus geht am Halse Verbindungen mit Trigeminus- und Vagusästen und durch seinen R. descendens mit den Halsnerven ein. Dadurch werden ihm im peripheren Theil sensible Fasern beigemischt, daher auch seine Durchschneidung am Halse Schmerzensäusserungen zur Folge hat, die indess fehlen, wenn die Durchschneidung höher oben, in der Schädelhöhle oder unmittelbar nach seinem Austritt aus dem For. condyloid. ant., ausgeführt wird.

Der N. vagus (X) entspringt von der grauen Substanz am Boden des IV. Ventrikels sowie aus den Corp. restiformia und kommt hinter dem

Schlitz zwischen Oliven und Corp. restiformia zum Vorschein; im Foramen jugulare hat er das Ganglion jugulare, unterhalb desselben am Halse entsteht durch Anastomosen mit dem Glossopharyngeus, Accessorius und Hypoglossus, sowie dem Sympathicus der Plexus nodosus s. gangliiformis. Der N. accessorius (XI) ist eigentlich als ein Rückenmarksnerv aufzufassen; er entspringt zum Theil aus der Med. oblong., zum grösseren Theil vom Halsmark bis zum 6. und 7. Halswirbel hinunter und erhält sogar manchmal Wurzeln von Stellen des Halsmarks bis unter dem Plex. cervicalis, so dass z. B. beim Pferde alle diese Wurzeln eine Länge von $^1/_2$ Meter haben. Ursprünglich ein rein motorischer Nerv, tritt er durch das For. magnum in die Schädelhöhle, schliesst sich dem N. vagus an und verlässt mit ihm die Schädelhöhle durch das For. jugulare. In letzterem theilt er sich in einen vorderen Ast, welcher mittels des Plexus nodosus zum Vagus tritt, und in einen hinteren, der den M. sternocleidomastoideus und die Rückenportion des M. cucullaris versorgt. Fungiren diese bei angestrengter Athmung als Hilfsmuskeln (accessorische Athemmuskeln), so werden sie vom N. accessorius und nicht von Aesten des Plex. cervicalis, die auch zu ihnen gehen, innervirt. Der mit dem vorderen Ast des Accessorius vereinte Vagus versieht zunächst die Mm. levator palati mollis, azygos uvulae, constrictores faucium, hyo-thyreoideus, die Muskeln des Kehlkopfs, den Oesophagus, endlich den Magen und Dünndarm. Der N. laryngeus sup., welcher mit zwei Wurzeln entspringt (aus dem Plex. nodosus und dem Gangl. supremum sympathici), versieht (bei Mensch, Hund, Katze, Kaninchen) den M. cricothyreoideus, der die Stimmbänder spannend die Stimme erhöht (S. 360). Die sämmtlichen übrigen Kehlkopfmuskeln werden vom N. laryngeus inf. seu recurrens n. vagi versehen, welcher erst in der Brusthöhle vom Vagus abgeht und sich hakenförmig auf der rechten Seite um die Art. subclavia, auf der linken Seite um den Aortenbogen schlingt, sich dann hinter der Trachea dem Oesophagus anschliesst und nun den Hals hinauf zum Kehlkopf läuft. Er versieht unter Anderem auch die Mm. crico-arytaenoidei postici, welche die Athemritze erweitern (S. 360) und daher bei der Inspiration als Hilfsmuskeln fungiren (concomitirende Athembewegungen [S. 92]). Die motorischen Fasern des N. recurrens stammen (beim Kaninchen, Hund und Pferd) aus dem N. accessorius; nach Durchschneidung des letzteren schwindet die aktive Beweglichkeit der Stimmbänder, wie nach der Durchschneidung der Nn. recurrentes. Ausserdem versieht der N. laryngeus sup. die Kehlkopfschleimhaut mit sensiblen Fasern und stellt daher die sensible Bahn für den Reflexvorgang des Hustens (S. 409) vor. Ausserdem enthält der Vagus sensible Fasern und zwar ausser für die Hinterfläche der Ohrmuschel (n. auricularis vagi) auch für den Schlund, Oesophagus, Trachea, Bronchien, Lungen und Magen. Vom Magen aus vermittelt er gewisse Allgemeingefühle, so Hunger, Durst, Sättigungsgefühl. Reizung der sensiblen Vaguszweige in der Schleimhaut der Trachea (insbesondere an ihrer Bifurcationsstelle),

der Bronchien und Lungen löst, ebenso wie die der Endausbreitungen des Laryngeus sup. in der Schleimhaut des Kehlkopfs oder der Zungenwurzel zu beiden Seiten der Epiglottis (oder die electrische Reizung des centralen Stumpfes des Laryngeus sup.) reflectorisch Hustenbewegungen aus d. h. Exspirationsbewegungen mit Verschliessung der Stimmbänder durch die Mm. arytaenoidei proprii (transversi et obliqui) und thyreo-arytaenoidei (S. 360). Endlich kann auch durch Reizung des äusseren Gehörgangs in der Tiefe sowie häufig von der Nasenschleimhaut aus Husten hervorgerufen werden. Bei dem Reflexvorgang des Schlingens und Schluckens (S. 408) bildet der Vagus neben dem Glossopharyngeus (und Hypoglossus) die motorische Bahn, insofern er zusammen mit ersterem die Muskeln der Gaumenbögen und der Uvula (ferner den M. constrictor faucium med. und für sich allein die Mm. constrictores faucium sup. und inf.) versorgt.

Folgen der Durchschneidung der Vagi am Halse. Durchschneidet man beide Nn. vagi am Halse (wo die Vagus- und Accessoriusfasern bereits einen gemeinschaftlichen Verlauf haben), so tritt bei Kaninchen zwischen 20 und 26 Stunden, bei Hunden zwischen 4—5 Tagen, bei Vögeln im Laufe von 6—7 Stunden der Tod ein. Es gibt aber zwei verschiedene Arten des Vagustodes, die eine, welche bei jungen Thieren und, was bemerkenswerth, auch bei erwachsenen Katzen und Pferden erfolgt, besteht darin, dass die Thiere $^1/_2$—1 Stunde nach der Vagotomie unter Symptomen sterben, als ob ihnen die Luftröhre bis auf einen kleinen Theil verschlossen wäre; ihr Blut wird tief dunkelroth. Die Ursache des Todes junger Thiere nach Durchschneidung der Vagi ist folgende: Während der Inspiration ist der Druck im Thorax kleiner als der zeitliche barometrische Druck (S. 97); infolge dessen strömt Luft durch Mund und Nasenhöhle ein. Ist der Luftstrom ein sehr starker und besteht der Kehlkopf, wie bei jungen Thieren, aus noch nachgiebigen biegsamen Knorpeln, so wird der Kehlkopf und die Stimmritze, innerhalb resp. unterhalb deren der Druck kleiner ist als darüber, zusammengedrückt, und so der Luft der Weg nach der Luftröhre versperrt. In der Norm wird der Verschluss der Stimmritze dadurch verhindert, dass bei jeder Inspiration infolge der concomitirenden Athembewegungen des Kehlkopfs (S. 92) die Athemritze durch die Mm. crico-arytaenoidei postici, welche vom N. recurrens vagi innervirt werden, erweitert wird; nach Durchschneidung der Vagi kann nun diese aktive Erweiterung der Stimmritze nicht mehr stattfinden. Es gehen daher die Thiere infolge Verschlusses der Stimmritze an Erstickung zu Grunde. Dem entsprechend hat schon Legallois (1812) gezeigt, dass junge Thiere, ebenso wie infolge der Vagotomie, schon nach alleiniger Durchschneidung der Nn. recurrentes an Erstickung sterben. Bringt man nach der Vagotomie in der Trachea unterhalb des Kehlkopfs ein Loch an, sodass durch dieses Luft zu den Lungen gelangt, so kann man junge Thiere noch ebenso lange am Leben erhalten, als Erwachsene nach der Durchschneidung der Vagi.

Bei der zweiten Art des Vagustodes zeigen sich Erscheinungen

von Seiten der Athem- und Herzbewegungen. Während Durchschneidung eines Vagus bei Hund, Katze, Kaninchen und anderen Säugethieren von keinem sichtbaren Einfluss auf die Herz- und Athemthätigkeit ist, sinkt nach Durchschneidung beider Vagi am Halse die Zahl der Athemzüge sehr bedeutend, beim Kaninchen auf 35—20, beim Hund auf 7—5 in der Min., sodass ihre Frequenz nur etwa den 6.—4. Theil der Norm beträgt, dagegen sind die Herzschläge viel frequenter als in der Norm, und zwar zeigt sich diese Vermehrung der Herzfrequenz am stärksten bei Mensch, Hund und Katze, weniger stark, aber immer noch auffällig genug, bei Kaninchen. Dabei erfolgen die Athembewegungen mit der äussersten Anstrengung, hochgradig dyspnoëtisch. Die langgedehnte Inspiration wird bei vielen Thieren pfeifend oder giemend, die Ausathmung stossweise und kurz, sodass erstere $2^1/_2$ mal so lang dauern kann, als letztere (S. 99). Untersucht man nach eingetretenem Tode die Lungen des vagotomirten Thieres z. B. des Kaninchens, so findet man besonders die Oberlappen dunkelbraunroth, derb und nicht aufblähbar, sie erscheinen leberähnlich „hepatisirt“, wie man dies bei entzündlichen Affectionen der Lungen, sog. Pneumonien sieht. Ebenso wie bei den entzündlichen Veränderungen des Auges nach der Trigeminusdurchschneidung (S. 433), hat man auch die Pneumonie nach der Durchschneidung der Nn. vagi auf die Lähmung der in den Vagi enthaltenen trophischen Fasern zurückführen wollen (neuroparalytische Entzündungstheorie). L. Traube hat indess nachgewiesen, dass infolge der Durchschneidung beider Vagi, ausser der Schlussunfähigkeit der Stimmritze, auch noch der Oesophagus gelähmt ist, sodass das Hinuntergleiten der aufgenommenen Nahrung und der Maulflüssigkeiten unmöglich gemacht ist. Es sammeln sich daher die Futtermassen und die Maulflüssigkeit, beim hungernden Thiere nur die letztere, in dem Rachentheil des Schlundes an, werden von hier durch die offene Stimmritze in den Kehlkopf und weiter durch die Bronchien in die Lungen aspirirt und rufen dort als Fremdkörper Entzündung hervor, sog. Fremdkörperpneumonie. Man findet daher in den Luftwegen vagotomirter Thiere entweder Partikel der aufgenommenen Nahrung oder Maulflüssigkeit (Schleim und die Plattenepithelien der Maulhöhle). Daher tritt die Pneumonie in gleicher Weise nach Durchschneidung der Nn. recurrentes und Unterbindung des Oesophagus auf. Legt man aber eine Trachealfistel an und bindet in den unteren Theil der Trachea ein nach dem Kehlkopf abgeschlossenes Röhrchen ein, sodass das Thier athmen, aber nichts aus der Maul- und Rachenhöhle in die Luftröhre gelangen kann, so sterben die Thiere zwar auch, nur nach etwas längerer Zeit als ohne Trachealfistel, aber man findet die Lungen unverändert und überall aufblähbar. Denselben Erfolg erreicht man nach Steiner, wenn man die vagotomirten Kaninchen horizontal auf dem Rücken befestigt und den Rumpf höher stellt als den Kopf, sodass die Maulflüssigkeit durch die Nasenlöcher nach aussen abfliessen kann. Indess, auch ohne dass es zur Lungenentzündung kommt, tritt nach der Vagotomie der Tod ein, wahrscheinlich

dadurch, dass der Organismus den Ausfall der mannigfaltigen Einflüsse der Vagi, insbesondere die Vernichtung ihrer regulatorischen Wirkungen auf die Athmung und die Herzthätigkeit, nicht für die Dauer ertragen kann. Zum Theil mag auch die beträchtliche Steigerung der Athemanstrengung, welche nach Gad bei vagotomirten Thieren sich einstellt, ihrerseits zur Erschöpfung der Thiere beitragen.

Einfluss der Nn. vagi auf die Athembewegungen. Daraus dass nach doppelseitiger Vagotomie die Athmung, wenn auch verlangsamt, vor sich geht, ergibt sich, dass die Vagi die Athembewegungen nicht auslösen, sondern nur den Rhythmus und die Frequenz derselben modificiren. Auf der anderen Seite wissen wir, dass in der Med. obl. am Boden der Rautengrube eine Stelle gelegen ist, deren Zerstörung sofortiges Sistiren der Athembewegungen zur Folge hat, der Point oder Noeud vital (S. 410). Was gibt nun für dieses Athemcentrum den Reiz ab? Wie die Untersuchungen von Rosenthal gezeigt haben, ist es einzig und allein der Gasgehalt des Blutes, und zwar in erster Linie die Grösse seines Sauerstoffgehaltes, welche die Stärke der Erregung des Athemcentrums bestimmt. Der normale Sauerstoffgehalt des die Med. oblong. umspülenden Blutes (Sättigung des Haemoglobins zu $^{9}/_{10}$ [S. 77] mit Sauerstoff) ruft die normale Zahl der Athembewegungen hervor (Eupnoë); nimmt der Sauerstoffgehalt ab, sei es infolge von Hindernissen für den Luftzutritt oder von Absperrung des arteriellen Blutstromes zum Kopf, so werden die Athembewegungen häufiger (Dyspnoë), und jagt man endlich dem athmenden Thiere so viel Sauerstoff oder sauerstoffreiche Luft in die Lungen, dass das Blut mit Sauerstoff vollständig gesättigt ist, so sistiren die Athembewegungen bis zu 1 Minute (Apnoë), und erst, wenn der Gehalt des Blutes an Sauerstoff infolge Verbrauchs des letzteren seitens der Gewebe wieder gesunken ist, werden von Neuem Athembewegungen ausgelöst. Diese in erster Linie durch den Gasgehalt des Blutes in der Med. oblong. auf das Athemcentrum ausgeübte Erregung kann durch den Willen sowie durch Reizung centripetaler Nerven beeinflusst werden. Man kann die Athembewegungen eine Zeit lang willkürlich sistiren; ist aber dadurch der Sauerstoffgehalt des Blutes bis unter eine gewisse Grenze gesunken, so wird die Erregung des Athemcentrums durch das venös gewordene Blut so mächtig, dass trotz der Hemmung durch den Willen wieder Athembewegungen ausgelöst werden. Dass der Einfluss seitens der Vagi ein centripetaler ist, ergibt sich daraus, dass, während electrische Reizung des peripheren Endes vom durchschnittenen Vagus die Athembewegungen unbeeinflusst lässt, Reizung des centralen Endes mit schwachen Strömen eine Steigerung der durch die Vagotomie gesunkenen Athemfrequenz, Reizung mit starken Strömen (Tetanisiren) nach dem Fund von Traube Stillstand der Athmung in Inspirationsstellung zur Folge hat (was aus der unmittelbaren Inspection des Zwerchfells erhellt, nachdem man die Bauchhöhle geöffnet hat). Die Vagi haben also die Function, durch die Erregung ihrer peripheren (pulmonalen)

Enden die Athembewegungen häufiger, aber weniger ergiebig zu machen, dagegen scheinen die nach der Vagotomie aufgenommenen Luftmengen dieselben zu sein wie bei der normalen häufigeren, aber mehr oberflächlichen Athmung. Die gleiche Wirkung wie von den Vagi, nur in schwächerem Grade, kann auch von den sensiblen Hautnerven aus auf die Athmung erfolgen. Auch die Reizung der Hautnerven hat eine Beschleunigung der Athembewegungen zur Folge. Endlich kann nach Christiani auch von den Sinnesnerven (N. opticus und olfactorius) aus die Athmung nach Art der Vagusreizung beeinflusst werden und zwar durch Vermittlung eines in den Thalami optici am Boden des III. Ventrikels und nahe den Vierhügeln gelegenen Centrums. Allein auch nach Durchschneidung der Vagi und aller sensiblen Nerven finden noch rhythmische Athembewegungen statt, wofern das Blut nur frei zu den Lungen und der Med. oblong. strömt und die Verbindung der Med. mit dem Zwerchfell durch den N. phrenicus erhalten ist, sodass die Lungenventilation noch vor sich gehen kann, ein Beweis, dass der Gasgehalt des Blutes einzig und allein das Athemcentrum anregt und die genannten übrigen Momente nur die Athembewegungen modificiren, reguliren.

Hering und Breuer haben auf eine höchst interessante „Selbststeuerung der Athmung durch die Vagi“ die Aufmerksamkeit gelenkt. Nach ihnen hat künstliches Aufblasen der Lungen eine Exspirationsbewegung, künstliche Verkleinerung der Lungen eine Inspirationsbewegung zur Folge. Da nach Durchschneidung der Vagi diese Erscheinungen nicht mehr zu beobachten sind, so ergibt sich, dass die mechanische Reizung der Vagi durch Aufblähen der Lunge eine Exspiration, das Nachlassen der Vagusreizung bei der Retraction der Lungen eine Inspiration nach sich zieht. Demnach setzt jede Inspiration durch Vermittlung der Vagi den Reiz für die nächstfolgende Exspiration, und diese wieder den Reiz für die nächste Inspiration. Da endlich nach Langendorff machanische oder chemische Reizung des Vagus Exspirationsstillstand zur Folge hat, so muss der Vagus auch exspiratorische Fasern enthalten.

Um zu verstehen, weshalb ungeachtet des steten, durch die nicht vollständige Sättigung des Blutes mit Sauerstoff gegebenen Reizes auf das Athemcentrum die Athembewegungen rhythmisch stattfinden, kann man sich mit Rosenthal vorstellen, dass die Erregung in den einzelnen zum Athemcentrum gehörigen Ganglienzellen, gleichwie wir dies für das Fortschreiten der Erregung in den mit einander zusammenhängenden Gangliengruppen des Rückenmarks (S. 401) kennen gelernt haben, so erhebliche Widerstände findet, dass eine Reihe von Erregungen sich summiren müssen, um die zur Ueberwindung der Widerstände erforderliche Reizstärke zu liefern. Auf diese Weise findet ungeachtet der continuirlichen Erregung die Auslösung der Athembewegungen rhythmisch statt.

Gehen bei der electrischen Reizung des nicht genügend lang isolirten Vagus Stromschleifen auf den Laryngeus sup. über, so erhält man nach Rosenthal bei Reizung des centralen Vagusstumpfes statt der Inspirations- die Exspirationsstellung des Zwerchfells. Es ist dies leicht begreiflich, wenn man sich erinnert, dass der N. laryngeus sup. sensible Fasern für den Kehlkopf enthält, deren Erre-

gung den Hustenreflex, also eine Exspirationsbewegung auslöst (S. 409). Nach J. C. Graham wirkt der N. splanchnicus ebenso auf die Athmung wie der N. laryngeus sup. Tetanisiren des centralen Splanchnicusstumpfes hat Athmungsstillstand in Exspirationsstellung mit kräftiger Contraction der Bauchmuskeln zur Folge; der Splanchnicus bildet also einen Hemmungsnerven für die Athmung.

Einfluss der Vagi auf die Herzthätigkeit. Während Durchschneidung beider Vagi beim Menschen, der Katze und dem Hund eine ausserordentliche, beim Kaninchen eine geringere, aber noch immer beträchtliche Beschleunigung der Herzthätigkeit zur Folge hat, wird nach der Entdeckung von Ed. Weber durch Reizung des peripheren Stumpfes von dem am Halse durchschnittenen Vagus die Herzthätigkeit verlangsamt, und bei sehr starker Reizung (Tetanisiren) steht das Herz prall gefüllt in Diastole still. Lässt man mit dem Reiz nach, so fängt das Herz erst langsam, dann wieder schneller zu schlagen an und erlangt binnen Kurzem seine frühere Frequenz. Es wird also in der Norm seitens der Vagi auf die Herzbewegung eine Hemmung, eine Regulation ausgeübt, infolge deren das Herz langsamer schlägt; fällt dieser in der Bahn der Vagi zum Herzen geleitete hemmende Einfluss, der sog. Vagustonus, fort, so schlägt das Herz schneller; wird dieser Einfluss noch durch künstliche Erregung der Vagi verstärkt, so verlangsamt sich die Herzaction noch mehr, als dies schon in der Norm der Fall ist, und bei sehr starker Reizung ist die Hemmung der Herzthätigkeit eine so vollständige, dass das Herz in diastolischen Stillstand versetzt wird. Beim Frosch ist der normale Vagustonus so unbedeutend, dass nach Durchschneidung der Vagi das Herz kaum seine Schlagzahl ändert. Dieser Vagustonus kann einmal vom Gehirn aus durch psychische Einflüsse: Angst, Schreck, Zorn etc. gesteigert werden und dann durch Vagusreizung zu einem meist schnell vorübergehenden Herzstillstand führen, welcher einen Ohnmachtsanfall zur Folge hat; ebenso infolge von Blutdrucksteigerung in der Schädelhöhle oder infolge Absperrung der arteriellen Blutzufuhr zur Schädelhöhle, und zwar hier auf dem Wege directer Reizung der Med. oblong. (S. 428), endlich reflectorisch durch Erregung gewisser sensibler Fasern der Bauchhöhle (Splanchnicus, Bauchsympathicus). Wir kommen hierauf bei der Lehre vom Sympathicus zurück, woselbst die Innervation des Herzens eingehendere Besprechung finden wird (S. 445). Die herzhemmenden Vagusfasern entstammen dem N. accessorius (XI).

Einfluss der Vagi auf die Bewegungen des Magens und Dünndarms. Die Bewegungen der Magenmuskulatur, deren Ablauf wir bereits bei der Magenverdauung (S. 126) kennen gelernt haben, werden vom N. vagus beeinflusst, wenigstens sieht man beim Tetanisiren des peripheren Vagusstumpfes bei einem gefütterten Thier den Magen in lebhafte Contractionen gerathen; bei nüchternen Thieren bleibt indess diese Wirkung meist aus. Auch der Dünndarm geräth bei Reizung des peripheren Vagusendes zuweilen in seiner ganzen Ausdehnung in peristaltische Bewegung. Ob der

Vagus zu der Secretion des Magensaftes in Beziehung steht, ist noch nicht sicher ermittelt. Von der Betheiligung der Vagi an dem Reflexakt des Erbrechens haben wir schon oben (S. 131) gehandelt; da zum Erbrechen ausser der Wirkung der Bauchpresse auch die aktive Betheiligung der Magenmuskulatur, insbesondere der die Cardia eröffnenden Längsfasern erforderlich ist, so erfolgt nach Durchschneidung der Vagi das Erbrechen nur unvollkommen.

Endlich soll der Vagus noch gefässverengernde Fasern für den Magen und Dünndarm enthalten.

Von der bemerkenswerthen, den Blutdruck herabsetzenden Wirkung des N. depressor, welcher nach Ludwig und Cyon beim Kaninchen, Hund und Pferd aus dem Winkel entspringt, den der N. laryngeus sup. mit dem Vagusstamm bildet, und als R. cardiacus n. vagi zum Herzen geht, wird zweckmässiger bei dem die Gefässinnervation beherrschenden Sympathicus die Rede sein (S 451).

Sympathisches Nervensystem.

Der Sympathicus, welcher in keiner ganz klaren Abhängigkeit vom Central- oder Cerebrospinalnervensystem steht, setzt sich zusammen aus den beiden auf den Rippenköpfchen symmetrisch aufliegenden Grenzsträngen, ferner den Nervengeflechten, welche sich besonders in der Unterleibshöhle finden (Plexus coeliacus, mesentericus, hepaticus, renalis, hypogastricus u. A.), und aus den sog. Parenchymganglien, den in die Substanz mancher Organe (Herz, Darm, Ureter, Uterus) eingebetteten Ganglien. Der Grenzstrang erhält fortwährend Zuwachs von Nervenfasern aus dem Rückenmark durch die sog. Rami communicantes und schickt überall Nervenfasern ab, sodass es durchaus nicht dieselben Fasern sind, welche den Grenzstrang im oberen und unteren Theile zusammensetzen. Im Sympathicus finden sich Ganglienzellen und Nervenfasern; die ersteren haben nicht so viele Ausläufer, als die des Gehirns und Rückenmarks (Fig. 39, S; S. 394), die Nervenfasern sind zum grossen Theil marklos (Remak'sche Fasern [S. 369]).

Der Sympathicus fungirt als Centralorgan und beherrscht als solches die Bewegungen des Darms und des Ureter, vielleicht auch des Uterus, und, was besonders wichtig ist, des Herzens.

Innervation des Herzens. Ein ausgeschnittenes Froschherz kann, wenn es nur vor Verdunstung geschützt wird, noch mehrere (2—3) Tage spontan und rhythmisch pulsiren. Es muss also die Anregung zu den Herzcontractionen, durch welche Reize dieselbe auch immer gegeben werden mag, im Herzen selbst ihren Sitz haben, und zwar geht diese Anregung von den im Herzfleisch gelegenen Ganglien aus; wir wissen ja bereits, dass Ganglien Centra automatischer Thätigkeit sein können. Von solchen Ganglien sind zwei Gruppen nachgewiesen: die eine, der von Remak entdeckte Ganglienhaufe, liegt an den Einmündungsstellen der grossen Venen in das Herz, in der

rhythmisch pulsirenden Enderweiterung der Hohlvenen, dem Sinus venosus des Froschherzen, der andere von Bidder aufgefundene Ganglienhaufe in der Atrioventricularfurche. Diese Ganglien entsenden kurze Nervenfäden, durch welche einerseits die Leitung zu den Muskelfasern, anderseits die Verbindung der Ganglien untereinander vermittelt wird. Bei den Säugethieren scheinen die Ganglien im Vorhofsseptum das Analogon der Sinusganglien vom Frosch zu sein. Auf die Beziehungen der beiden Ganglien zu der Anregung der Herzpulsation werfen die Stannius'schen Versuche einiges Licht. Bindet man den Sinus venosus durch eine Ligatur vom übrigen Herzen ab (erster Versuch), so steht das letztere prall gefüllt in Diastole still, und nur der Sinus setzt seine Pulsation fort. Wird nun der Vorhof oder Ventrikel mechanisch gereizt, so erfolgt eine Pulsation, dann steht das Herz wieder still, und es bedarf nunmehr eines neuen Reizes, um wieder eine Pulsation auszulösen. Legt man aber die Ligatur an der Grenze der Vorhöfe und des Ventrikels an (zweiter Versuch), so fängt der Ventrikel wieder rhythmisch zu pulsiren an, während die Vorhöfe nach wie vor in Ruhe bleiben.

Danach ist wohl anzunehmen, dass die im Sinus gelegenen Ganglien das eigentliche automatische (excitomotorische) Centrum für die Herzpulsation bilden, von dem aus alle pulsirenden Herztheile: der Sinus, die Vorhöfe und der Ventrikel erregt werden, daher nach Abbinden des Sinus vom übrigen Herzen dieses zur Ruhe kommt, während der die Ganglien noch tragende Sinus rhythmisch fortpulsirt. Wird nun eine Ligatur an der Grenze der Vorhöfe und des Ventrikels angelegt, so wirkt diese als starker Reiz auf die in der Atrioventricularfurche gelegenen Ganglien und löst die rhythmische Pulsation des mit ihnen noch in unversehrter Verbindung stehenden Ventrikels aus. Danach hätte man den Bidder'schen Ganglienhaufen als accessorisches Centrum der Herzinnervation aufzufassen. Die directe Reizung dieser Ganglien kann nach H. Munk eben auch dadurch erfolgen, dass man das nach Abschneiden des Sinus zur Ruhe gekommene Herz in der Gegend der Atrioventricularfurche mit einer Nadel sticht; es erfolgen dann auf jeden mechanischen Angriff eine Reihe von Pulsationen der Vorhöfe und des Ventrikels.

Das nach einem, unterhalb der Atrioventriculargrenze geführten Schnitt hinterbleibende Herzstück „Herzspitze" beginnt, obwohl in ihr bislang Ganglien nicht nachgewiesen sind, rhythmisch zu pulsiren, wenn sie nach Eckhard mit constanten Strömen gereizt oder nach Tschirjew unter hohen Druck gesetzt wird. Jeder äussere Reiz erzeugt nach Kronecker, sobald er sich wirksam erweist, stets maximale Contraction. Die rhythmischen Pulsationen der Herzspitze werden durch Absperrung der Sauerstoffzufuhr oder Zuleitung von Kohlensäure, ebenso durch Zuleitung 0,6proc. NaCl-Lösung sistirt (Scheintod bez. Erschöpfung), während Zufuhr neuen Nährmaterials: ausser Sauerstoff noch Blutserum (bez. Serumalbumin), Pepton u. A. Restitution bewirkt. Demungeachtet ist keineswegs erwiesen, dass bei der Erzeugung des normalen Rhythmus die Herzganglien ausser Spiel sind, haben doch Engelmann und Marchand dargethan, dass die Fortpflanzung der Erregung vom Vorhof zum Ventrikel bei der normalen Herzpulsation eine 10mal so lange Zeit braucht, als die Muskelleitung in Anspruch nehmen

kann (S. 324), und diese Verzögerung ist nur durch Interpolation der Atrioventriculärganglien erklärlich, d. h. durch letztere muss der Weg der Erregung vom Vorhof zur Kammer führen.

Höhere Temperaturen beschleunigen, niedere verlangsamen die Schlagzahl des Froschherzens; Temperaturen über 40° und unter 4° C. setzen die Herzpulsationen ausserordentlich herab und sistiren binnen Kurzem die Herzaction. Am günstigsten erweisen sich für die Leistungsfähigkeit des Froschherzens Temperaturen von 15—20° C.

Liegt somit auch die Anregung zu den Herzpulsationen ausschliesslich im Herzen selbst, so treten doch an das Herz heran und gehen in das Herz hinein Nerven, welche die Schlagzahl des Herzens modificiren. Dass die Med. oblong. die Schlagzahl des Herzens herabsetzt und eine hemmende und verzögernde Wirkung auf die Frequenz der Herzaction ausübt (S. 410), und dass dieser Einfluss in den Bahnen der Nn. vagi zum Herzen abläuft (S. 444), haben wir bereits gesehen. In welcher Weise die Vaguszweige im Herzen endigen und in welch' anatomischer Verbindung die Endigungen der Vagi mit den Herzganglien stehen, ist noch unbekannt.

Ausser diesen Hemmungsnerven für die Herzbewegung gibt es noch Beschleunigungsnerven der Herzaction. Reizung der Med. oblong. bei durchschnittenen Nn. vagi (S. 411) oder des unteren Theils vom durchschnittenen Halsmark beim Kaninchen hat nach v. Bezold eine Beschleunigung der Herzthätigkeit zur Folge, ganz unabhängig von der noch zu besprechenden, durch Erregung der vasomotorischen Fasern des Halsmarks hervorgerufenen Beschleunigung. Diese directen Beschleunigungsfasern, deren Centrum in der Med. oblong. liegt, laufen durch das ganze Halsmark herunter, treten durch die untersten Halsnerven aus, gehen durch Rami communicantes zur Radix brevis des Gangl. cervicale inf., von dem aus sie durch einen Ramus cardiacus zum Herzen geleitet werden. Man nennt diesen Nerv den N. accelerans. Jede Steigerung des Blutdrucks, also auch des intracardialen Drucks, gleichviel wodurch dieselbe bedingt ist, hat wie Ludwig und Thiry gefunden haben, eine vermehrte Schlagzahl des Herzens zur Folge.

In wie weit der Sympathicus die Uterusbewegungen und den Sphincter vesicae beeinflusst, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Dass das Centrum für die Uterusbewegungen und den Blasenschluss im oberen Theil des Lendenmarks (und im untersten Theil des Brustmarks) gelegen ist, wissen wir bereits (S. 403). Aber auch nach vollständiger Abtrennung des Uterus von allen seinen spinalen Verbindungen soll er sich auf den Reiz von Seiten des Erstickungsblutes noch contrahiren, sodass danach durch die in seiner Substanz gelegenen Ganglien die Uterusbewegungen innerhalb gewisser Grenzen beherrscht werden würden. Auch zu dem Sphincter der Blase treten ausser Nervenästen vom 3.—5. Sacralnerven noch solche, welche aus dem Plex. hypogastricus inf. des Sympathicus stammen, ebenso zu den Ureteren Aeste des Plex. renalis und des Plex. hypo-

gastricus. Die Bewegung der Ureteren werden daher wohl ausschliesslich vom Sympathicus bestimmt.

Die Innervation der Darmbewegungen hängt in erster Linie von den in der Wand des Darms, und zwar in dessen Submucosa und zwischen beiden Muskelschichten gelegenen vielfach verästelten Ganglienzellen, dem Meissner'schen und Auerbach'schen Plexus ab; daher kann auch ein ausgeschnittenes Darmstück noch peristaltische Bewegungen zeigen. Von besonderem Einfluss auf die Darmbewegungen erweist sich der Blutgehalt und zwar, gleichwie bei anderen Centren, ist es der reiche Kohlensäure- und mangelnde Sauerstoffgehalt des Blutes, der die Darmbewegungen zu besonderer Lebhaftigkeit anregt. Wird ein Thier künstlich respirirt, so erzeugt nach S. Mayer und v. Basch jedes Aussetzen der künstlichen Athmung eine sehr gesteigerte Darmperistaltik; bläst man umgekehrt einem Thier so viel Luft in die Lungen, dass es apnoisch wird (S. 442), so lassen die Darmbewegungen nach und können für kurze Zeit sistiren, bis der wieder eintretende O-Mangel des Blutes von Neuem Athembewegungen auslöst: zugleich stellen sich wieder Darmbewegungen ein. Ebenso erzeugt nach O. Nasse Anämie oder verminderte Blutzufuhr zum Darm eine gesteigerte Peristaltik, indem mit dem spärlicheren Blutstrom auch weniger Sauerstoff dem Darm zugeführt wird, daher sich binnen Kurzem O-Mangel des Darmblutes einstellt. Gleichwie zu den im Herzen selbst gelegenen Ganglien Nervenfasern treten, welche die Herzbewegung modificiren, so ist das Nämliche beim Darm der Fall. Auch hier finden sich nach Pflüger's Fund Hemmungsnerven, die in der Bahn der Nn. splanchnici verlaufen. Vom Brusttheil des Sympathicus gehen die N. splanchnicus major und minor ab und durch das Zwerchfell in die Bauchhöhle; sie stehen hier mit dem Plexus solaris (coeliacus) in Verbindung, der eine grosse Anzahl Nervenfäden zum Dünn- und Dickdarm schickt. Tetanisirt man das periphere Ende des N. splanchnicus, so beobachtet man einen Stillstand der Peristaltik des Dünndarms und des oberen Theils vom Dickdarm; hört man mit der Reizung auf, so fängt die Peristaltik wieder an und erfolgt meist noch lebhafter als vor der Reizung. Dagegen steigert Reizung des Plexus mesentericus inf. die Peristaltik des Colon und des Rectum. Zuweilen sieht man bei Vagusreizung die Bewegungen des Dünndarms lebhafter werden, doch ist dies nicht regelmässig und mit Sicherheit zu beobachten.

Die Empfindungen anlangend, welche durch den Sympathicus vermittelt werden, so scheinen normale Empfindungen mit bestimmter Beurtheilung des Ortes, mit genauer Localisation des Sitzes der Erregung dem Sympathicus nicht zuzukommen. Dagegen scheinen die Schmerzen, welche bei krankhaften Zuständen der inneren Organe sich einstellen, so die ängstigenden Empfindungen bei Herzkrankheiten, die Colikschmerzen, die ausserordentlich lebhaften Schmerzen bei entzündlichen Zuständen des Unterleibs u. A. m. durch ihn vermittelt zu werden.

Der Sympathicus als Leitungsorgan. Wegen seines langen

Verlaufs hat man ihn in mehrere Abschnitte getheilt: in den Hals-, den Brust- und den Bauchtheil, unter denen wegen der mannigfachen, durch ihn vermittelten Wirkungen der Halstheil obenan steht.

Einfluss auf die Pupille. Bringt man am Halstheil des Sympathicus einen Schnitt an, der, da bei den meisten Thieren N. vagus und sympathicus in einer Scheide liegen, gleichzeitig den Vagus trifft, so beobachtet man, dass am Vagus die unterhalb des Schnittes gelegene Portion, dagegen am Sympathicus die nach oben, nach dem Kopf zu gelegene Portion degenerirt. Daraus ist zu schliessen, dass der Halstheil des Sympathicus sein Centrum nach abwärts und seine periphere Ausbreitung nach oben, am Kopf hat (vergl. S. 390). Durchschneidet man den Sympathicus beim Kaninchen am Halse (beim Kaninchen verläuft der Sympathicus getrennt vom Vagus, während beim Hund beide in eine gemeinschaftliche Scheide eingeschlossen sind), so beobachtet man, dass auf der verletzten Seite die Pupille bis zur Grösse eines Stecknadelkopfes sich verengt. Tetanisirt man nun das periphere (Kopf-) Ende des Sympathicus, so erweitert sich die Pupille ad maximum. Diese Erscheinung tritt am deutlichsten im Dunkeln auf, weil die Pupille im Hellen schon ein wenig verengt ist. Es ist diese Wirkung des Sympathicus der Wirkung des Vagus auf die Herz- und die Athembewegungen analog, indem nach Durchschneidung des Nerven eine Hemmungswirkung fortfällt, welche der intacte Nerv ausgeübt hat. Wir wissen, dass der Oculomotorius den Sphincter pupillae (M. circularis iridis) innervirt und daher die Pupille verengt. Anderseits treten zum M. dilatator pupillae (radialis iridis) Fasern vom Plexus caroticus ext. des Sympathicus. Durchschneidet man den Oculomotorius oder reizt man den Sympathicus, so erweitert sich die Pupille; durchschneidet man den Sympathicus oder reizt man den Oculomotorius, so verengt sich die Pupille. Daraus geht hervor, dass beide Nerven die von ihnen versorgten Muskeln in einem dauernden mässigen Contractionszustand, in einem Tonus erhalten, sodass, wenn man den einen Nerv durchschneidet, die Contraction des vom anderen Nerven versorgten Muskels das Uebergewicht erlangt. Allein diese Wirkung auf die Pupille stammt nicht vom Sympathicus selbst her, sondern von der Med. oblong. und dem Halsmark (nach Budge sogar hinunter bis in die Gegend des 3. Brustwirbels). Das hier gelegene Centrum für den M. dilatator pupillae: Centrum cilio-spinale haben wir schon unter den Centren des verlängerten Marks (S. 411) kennen gelernt. Das Centrum ist ein paariges, denn man kann das Rückenmark der Länge nach, in der Medianlinie durchschneiden, ohne dass diese Wirkung aufhört.

Unter den Mitteln, welche künstlich die Pupille erweitern, unter den sog. Mydriaka steht obenan das Atropin; zu denjenigen, welche die Pupille verengern, den sog. Myotika gehört das Alkaloid der Calabarbohne (Eserin oder Physostigmin), das Nicotin und das Morphium. Der Verengerung der Pupille bei starkem Lichtreiz (S. 422), bei der Accommodation, bei der Bewegung des Auges nach einwärts

d. i. nasalwärts (S. 430), auf Reizung der Vierhügel (S. 422) ist schon früher Erwähnung geschehen. Bei der Erstickung erweitert sich die Pupille, indem durch das dyspnoische Blut das Centrum ciliospinale stark gereizt wird.

Vasomotorischer Einfluss. Der Halssympathicus enthält ferner nach der Entdeckung von Cl. Bernard vasomotorische Nerven für die entsprechende Kopfhälfte. Durchschneidet man daher den Halssympathicus, so erweitern sich die Gefässe der betreffenden Kopfhälfte ad maximum, insbesondere wird das Ohr blutüberfüllt und infolge der reichlicheren Durchströmung mit Blut steigt die Temperatur dieser Kopfhälfte; ein in den äusseren Gehörgang eingesetztes Thermometer kann daher auf der Seite der Durchschneidung bis 6° mehr zeigen als auf der unversehrten. Reizt man das periphere (obere) Ende des durchschnittenen Halssympathicus, so verengern sich die Gefässe ausserordentlich stark, und infolge der nunmehr spärlichen Blutzufuhr fällt die Temperatur dieser Kopfhälfte. Diese Wirkung erstreckt sich, wie Donders an trepanirten Thieren gefunden hat, auch auf die Gefässe des Hirns und der Hirnhäute. Wie der Halstheil für die Kopfgefässe, so enthält der Brusttheil des Sympathicus für die Gefässe der Brust- und Baucheingeweide die vasomotorischen Nerven, und diese letzteren treten vom Sympathicus grossentheils in der Bahn der Splanchnici ab, welche vasomotorische Nerven für den Magen, den ganzen Dünndarm, die Leber, das Gekröse u. A. m. führen. Durchschneidet man daher die Splanchnici, so erweitern sich die Gefässe der Unterleibsorgane ausserordentlich, und indem nun ein beträchtlicher Theil des Körperblutes in den Gefässen der Unterleibsorgane sich anhäuft, sinkt die Blutfülle und damit auch die Spannung im übrigen Körper, daher ein in die Carotis oder Femoralis eingesetztes Manometer ein erhebliches Absinken des Blutdrucks zeigt, sobald die Splanchnici durchschnitten werden. Tetanisirt man umgekehrt den peripheren Stumpf der durchschnittenen Splanchnici, so verengern sich die Gefässe der Unterleibsorgane ad maximum, es circulirt somit viel weniger Blut als normal in den Organen der Bauchhöhle, es kommt im übrigen Körper zu einer stärkeren Füllung der Blutgefässe, und damit steigt der Blutdruck in den grossen Körperarterien an. Eine Steigerung des Blutdrucks hat aber, wie Ludwig und Thiry gefunden haben, eine vermehrte Schlagzahl des Herzens zur Folge, und so steigert der Sympathicus indirect die Frequenz des Herzschlages. Abgesehen davon enthält der Sympathicus auch nach v. Bezold's Untersuchungen herzbeschleunigende Fasern, welche durch das unterste Halsganglion zum Herzen gelangen (S. 447). Alle diese vasomotorischen Fasern und auch die herzbeschleunigenden Fasern entstammen nicht dem Sympathicus, sondern dem cerebrospinalen Nervensystem. Dieselben Wirkungen auf die Gefässe und das Herz kann man auch, wie uns bereits bekannt (S. 411), vom Halsmark aus erhalten; Durchschneidung des Halsmarks hat allgemeine Gefässerweiterung und damit Absinken des Drucks in den Körperarterien zur Folge, Reizung des Halsmarks hat Verengerung der kleinen Arterien und Venen, An-

steigen des Drucks in den Körperarterien und secundär Zunahme der Herzfrequenz zur Folge. Die Gefässnerven, für welche es ausser dem allgemein zusammenfassenden Centrum im Halsmark noch spinale Centren (S. 405), gewissermassen Unterstationen, gibt, treten nach Pflueger's Fund (S. 391) durch die vorderen Wurzeln vom Rückenmark ab und gehen nach dem Zusammenfluss der vorderen und hinteren Wurzelfasern zum gemischten Nervenstamm von diesem durch die Rr. communicantes zu den Ganglien des Brust- resp. Bauchsympathicus. Durch die vasomotorischen Nerven werden die Ringmuskeln der Gefässe beständig in einem Zustand mittlerer Contraction erhalten, dem sog. Gefässtonus, der infolge Durchschneidung des Halsmarks oder der vasomotorischen Nerven aufgehoben wird und daher einer Erweiterung und stärkeren Füllung des Gefässrohrs Platz macht. Erhöht wird dieser Gefässtonus, wie wir bereits wissen (S. 411), durch Sauerstoffmangel resp. Kohlensäurereichthum des die Med. oblong. umspülenden Blutes, ferner durch psychische Erregung (Erbleichen vor Schreck), auf reflectorischem Wege durch Reizung sensibler Nerven; herabgesetzt wird der Gefässtonus durch Reizung des N. depressor. Wird das centrale Ende des N. depressor tetanisirt, so erfolgt eine Erniedrigung des Blutdrucks (mit ein wenig verminderter Schlagzahl des Herzens); man muss sich wohl vorstellen, dass die vom Depressor her in der Bahn des Vagus zu der Med. oblong. gelangende Erregung den Tonus des vasomotorischen Centrum der Med. oblong. aufhebt oder wenigstens herabsetzt.

Ferner enthält der Sympathicus centripetale Bahnen, welche reflectorisch das Herzhemmungscentrum erregen. Goltz wies nach, dass man durch Klopfen der Bauchdecken beim Frosch das Herz zum Stillstand bringen kann (Goltz'scher Klopfversuch). Diese Wirkung tritt nach Bernstein nicht mehr ein, wenn die Vagi durchschnitten sind; ebenso wie durch Klopfen der Bauchdecken, kann man durch Reizung des Sympathicusstammes diesen reflectorischen Herzstillstand herbeiführen.

Weiter enthält der Halssympathicus neben vasomotorischen Nerven auch Secretionsfasern für die Speicheldrüsen. Im Gegensatz zu der reichlichen Secretion eines dünnflüssigen Speichels auf Reizung der Chorda tympani oder des Lingualisstamms (S. 435), secernirt die Unterkieferdrüse auf Reizung des Halssympathicus einen spärlichen zähen dickflüssigen und klumpigen Speichel, der viel Schleimkörperchen und Gallertklümpchen und bis zu 6 pCt. an Trockensubstanz enthält. Reizt man den Halssympathicus für sich allein, so erhält man von der Parotis keine Absonderung. Dass indess der Sympathicus auch auf die Parotis nicht blos vasomotorisch wirkt, ergibt sich aus dem Fund Heidenhain's, wonach, obschon es zu keiner sichtbaren Abscheidung von Speichel kommt, doch die Drüsenzellen der Parotis bei Reizung des Sympathicus eine morphologische Veränderung zeigen; wir haben derselben schon oben (S. 118, Fig. 16) gedacht; was dort als „thätige Parotis“ bezeichnet ward, ist nichts anderes als das Aussehen der Drüsenzellen bei Reizung des Sympa-

thicus, welche doch keine sichtbare Speichelsecretion zur Folge hat. Ferner hat Heidenhain gezeigt, dass das auf Reizung des cerebralen Drüsennerven (N. Jacobsonii vom N. glossopharyngeus [S. 437]) gelieferte, an organischen Bestandtheilen arme Secret eine Zunahme seiner organischen Stoffe zeigt, sobald mit der Reizung des cerebralen Nerven die des Sympathicus verbunden wird. Somit ist also auch der Sympathicus als Secretionsnerv anzusehen, aber ein Secretionsnerv sui generis, der nicht die Abscheidung des Wassers und der Salze, sondern nur die der organischen Stoffe des Secrets beherrscht.

Im Hals-, Brust- und Bauchsympathicus finden sich endlich auch noch secretorische Fasern für die Schweissdrüsen des Gesichts, des Rumpfes und der Extremitäten; allein auch diese entstammen dem Rückenmark, treten durch die Rr. communicantes zum Grenzstrang und schliessen sich weiterhin den grösseren Nervenstämmen: Trigeminus, Medianus, Ulnaris, Ischiadicus an.

Vom Brusttheil des Sympathicus sind nur die von ihm abtretenden Nn. splanchnici bemerkenswerth und ebenso vom Bauchtheil und von den Unterleibsplexus des Sympathicus (Plexus solaris, mesentericus, renalis, hypogastricus u. A.) ausser den vasomotorischen Fasern nur diejenigen, welche zu der Bewegung des Uterus, der Blase, der Ureteren und des Darms in Beziehung stehen. Dieser Verrichtungen ist schon gedacht worden (S. 447, 448), ebenso der Nn. splanchnici als vasomotorischen Nerven der Unterleibsorgane (S. 450) und als Hemmungsnerven für die Athmung (S. 444).

Innervation der Blutgefässe.

In der Bahn des Halssympathicus verlaufen die gefässverengernden oder vasomotorischen Nerven für den Kopf (S. 450); Reizung des Halssympathicus hat Verengerung der kleinen Arterien und Venen, damit verminderte Blutfüllung, Anämie der Kopfgefässe, Lähmung des Sympathicus hat Erweiterung der Kopfgefässe und damit Blutüberfüllung, Hyperämie derselben zur Folge. Es müssen also im Sympathicus Nervenfasern enthalten sein, welche die Muskeln der Kopfgefässe in der Norm in einem Zustand mässiger Contraction, in einem Tonus erhalten. Gleichwie für den Kopf, gibt es auch für die Gefässe des übrigen Körpers vasomotorische Nerven. Das Centrum für die gesammten vasomotorischen Nerven liegt in der Med. oblong. (S. 411); durchschneidet man das Halsmark unterhalb des Athemcentrum, sodass das Thier am Leben bleibt, so erweitern sich die Körpergefässe bis auf die des Kopfes, deren Nerven oberhalb des Halsmarks abtreten. Daraus ergibt sich also, dass der Gefässtonus von dem vasomotorischen Centrum in der Med. oblong. unterhalten wird; sobald die Verbindung dieses Centrum mit den vasomotorischen Nerven gelöst wird, lässt die tonische Erregung nach, es erweitern sich die kleinen Arterien (Capillaren) und Venen und infolge dessen nimmt die Füllung und Spannung in den grossen

Körperarterien ab, der Blutdruck sinkt rapide. Wird umgekehrt die Med. oblong. electrisch gereizt, so verengern sich die kleinen Gefässe, die Füllung der Capillaren und Venen nimmt ab, die der Arterien zu, infolge dessen steigt der arterielle Blutdruck beträchtlich an. Wodurch dieser beständige Tonus des vasomotorischen Centrum unterhalten wird, ist nicht zu sagen; wir kennen nur Bedingungen, welche ihn erhöhen und herabsetzen. Den Tonus erhöht einmal Sauerstoffmangel und Kohlensäurereichthum des Blutes, daher bei der Erstickung infolge Verengerung der kleinen Gefässe der Blutdruck so ausserordentlich ansteigt, ferner sensible Reizung der Haut und endlich psychische Einflüsse: Schreck, Angst. Den Tonus verringert Reizung des vom Vagus abgehenden und zum Herzen tretenden N. depressor (S. 451); Reizung seines centralen Stumpfes setzt nach Ludwig und Cyon den Blutdruck herab, indem seine Erregung zur Med. oblong. hinauflaufend auf den Tonus des vasomotorischen Centrum eine Hemmungswirkung übt. Dieselbe Erregung findet wahrscheinlich in der Norm von den Herzendigungen des N. depressor aus statt, wenn infolge vasomotorischer Erregung der arterielle und damit auch der intracardiale Druck über eine gewisse Höhe angestiegen ist, und indem der N. depressor infolge seiner Erregung den vasomotorischen Tonus und damit auch secundär den Blutdruck herabsetzt, bildet er einen ausserordentlich werthvollen Wächter für die Circulation des Blutes. Die vasomotorischen Nerven für den Rumpf und die Extremitäten laufen im Rückenmark in den Seiten- und Vordersträngen herab und verlassen successive mit den vorderen Wurzelfasern das Rückenmark und treten durch die Rr. communicantes zu den Ganglien des Grenzstranges vom Sympathicus. Für die Brust- und Unterleibshöhle bleiben sie nun dauernd in sympathischen Bahnen, (Splanchnici, S. 450), für die Extremitäten schliessen sie sich weiterhin den spinalen Nerven (Plex. brachialis, ischiadicus), für den Kopf z. Th. dem Facialis (S. 434) und dem Hypoglossus (S. 438) an. Werden die Splanchnici durchschnitten, so erweitern sich die Gefässe des Unterleibs ad maximum, es stellt sich hier eine solche Hyperämie ein, dass im übrigen Körper die Füllung und Spannung der Blutgefässe und damit der arterielle Blutdruck erheblich absinkt, freilich bei weitem nicht so stark, wie nach Abtrennung des Halsmarks, wonach die vasomotorischen Nerven des gesammten Rumpfes und der Extremitäten ausser Thätigkeit gesetzt sind. Ausser dem allgemeinen vasomotorischen Centrum in der Med. oblong. gibt es noch im ganzen Verlauf des Rückenmarks locale vasomotorische Centren (S. 405), gewissermassen Unterstationen des Hauptcentrum.

Auf Grund von Erfahrungen, auf welche neuerdings die Aufmerksamkeit gelenkt worden ist, glaubt man neben den Vasomotoren auch noch die Gegenwart gefässerweiternder oder vasodilatatorischer Nerven annehmen zu müssen. Durchschneidet man den Ischiadicus beim Hund, so erweitern sich infolge Lähmung der Vasomotoren die Gefässe der Hinterpfote; durch Reizung des peripheren Stumpfes kann man die erweiterten Gefässe wieder verengern. Aber schon nach wenigen

Tagen verschwindet, wie Goltz beobachtet hat, die Erweiterung der Gefässe, und reizt man nun den peripheren Stumpf des durchschnittenen Ischiadicus, so tritt nach Heidenhain und Ostroumoff keine Verengerung, vielmehr eine Erweiterung der Gefässe ein; unter bestimmten Bedingungen (rhythmische Reizung statt des Tetanisirens) lässt sich diese Erweiterung schon beim frisch durchschnittenen Nerven erzielen. Also muss der Ischiadicus auch gefässerweiternde Nerven enthalten. Zum Verständniss der Erscheinung, dass die Gefässerweiterung infolge Durchschneidung des Ischiadicus schon nach wenigen Tagen nachlässt, muss man annehmen, dass in der Gefässwand selbst vasomotorische Centren und zwar automatischer Natur vorhanden sind, welche gewissermassen nur accessorische Centren vorstellen, indem sie erst nach Ausschaltung des oder der grossen vasomotorischen Centren des Marks in Function treten und den aufgehobenen Gefässtonus allmälig wiederherstellen. Wenn nun für gewöhnlich bei Reizung des Ischiadicus nur Gefässverengerung zu beobachten ist, so dürfte der Grund darin zu suchen sein, dass die gefässverengernden Nerven eine grössere Erregbarkeit besitzen als die gefässerweiternden, daher der Erfolg der Reizung sich nur in Bezug auf die vasomotorischen Fasern geltend macht; dafür büssen diese aber nach der Durchschneidung ihre Erregbarkeit früher ein als die gefässerweiternden, und prüft man daher einige Tage nach der Durchschneidung des Nervenstammes den peripheren Stumpf, so erhält man auf Reizung nur Gefässerweiterung. Solche gefässerweiternden Nerven finden sich z. B. in der Chorda tympani (S. 435), denn Reizung der Chorda erweitert die Gefässe der Unterkieferdrüse und beschleunigt den Blutstrom so, dass das Venenblut noch mit arterieller Farbe die Drüse verlässt. Jeder grössere gemischte Nerv scheint neben den Vasoconstrictoren auch Vasodilatatoren zu enthalten; auch diese sollen vom Rückenmark ab- und in sympathische Bahnen übertreten, sich weiterhin den grösseren Nervenstämmen zugesellen und in ihnen zu den Gefässmuskeln geleitet werden.

Einfluss des Nervensystems auf die Drüsensecretion.

Unter spec. secretorischen Nerven versteht man, seit C. Ludwig's bahnbrechender Entdeckung an der Unterkieferdrüse (1851) solche Nerven, deren Erregung direct durch ihre Einwirkung auf die thätigen Drüsenzellen die Secretion quantitativ oder qualitativ beeinflusst, ohne dass sich diese Modificationen auf Einflüsse vermehrter oder verminderter Blutströmung zurückführen lassen. Solchen spec. secretorischen Nerven sind wir bisher bei den Speicheldrüsen, bei der Thränendrüse und bei den Schweissdrüsen begegnet und haben gelegentlich derselben die Beweise für die Specificität dieser secretorischen Nerven beigebracht. Für die Submaxillardrüse fanden wir zwei Secretionsnerven, einen cerebralen, der vom Facialis stammt (S. 435) und in der Bahn

der Chorda tympani sich zur Drüse begibt, und ferner einen zweiten vom Sympathicus stammenden (S. 451). Obschon die Chorda auch die gefässverengernden Fasern führt, so liess sich doch zeigen, dass der Einfluss der secretorischen Nerven auch unabhängig von Beschleunigung oder Herabsetzung der Blutströmung stattfindet; hierüber sowie wegen der qualitativen und quantitativen Verhältnisse der Secretion bei Reizung der Chorda und des Sympathicus sei auf das schon Besprochene (S. 435 und 451) verwiesen. Ebenso besitzt die Parotis zwei secretorische Nerven, einen cerebralen, der dem Glossopharyngeus entstammt (S. 437), und einen sympathischen (S. 451); die höchst bemerkenswerthen quantitativen und qualitativen Differenzen des Drüsensecretes bei Reizung des einen oder des anderen Nerven sind ebendaselbst erörtert worden. In den Nervenkernen des Facialis und Glossopharyngeus in der Med. oblong. (S. 409) fanden wir weiter die functionellen Centra für die cerebralen Secretionsnerven jener Drüsen; nach Grützner haben auch die sympathischen Absonderungsnerven ihre Centra in der Med. oblong. Die normalen Erregungen fliessen diesen Centren von den sensiblen und Geschmacksnerven der Mundhöhle (Trigeminus [S. 433] und Glossopharyngeus [S. 437]) zu, aber auch von den sensiblen Nerven des Magens aus (Einführen von Essig, Pfeffer in den Magen) und zwar in den Bahnen der Nn. vagi, ja sogar von denen des übrigen Darmcanals (Reizung seitens Eingeweidewürmer) kann reflectorisch Speichelsecretion angeregt werden. Durchschneidet man die Chorda oder den Lingualis, so stockt zunächst die Absonderung vollständig, beginnt aber nach 24 – 48 Stunden wieder, um zusehends stärker zu werden und mehrere Wochen hindurch anzuhalten. Die Ursachen dieser von Cl. Bernard zuerst beobachteten „paralytischen Secretion“ sind noch dunkel.

Für die Orbitaldrüse (des Hundes und der Katze) bildet ein Zweig des N. buccinatorius vom Trigeminus (S. 433) den secretorischen Nerven; für die Thränendrüse der N. lacrymalis vom Trigeminus (S. 432).

Für die Secretion der Magendrüsen sind bisher noch keine spec. Secretionsnerven gefunden worden; ebenso wenig für die Leber und Niere. Wenn sowohl die Gallen- wie die Harnabscheidung nach Durchschneidung des verlängerten oder Rückenmarks geringer wird (Asp, Cl. Bernard), wenn beide bei (directer oder reflectorischer) Reizung des Rückenmarks (Heidenhain, Eckhard, Grützner) und der Nn. splanchnici (J. Munk, Eckhard) sich verlangsamen oder gar stillstehen und hinwiederum nach Durchschneidung der Nn splanchnici ansteigen, so beruhen diese Erscheinungen nur auf Veränderungen der Absonderungsgeschwindigkeit infolge Anschwellens und Abschwellens des Blutstromes innerhalb des resp. Absonderungsorgans, wie sie durch Lähmung oder Reizung der im Rückenmark oder in der Bahn der Splanchnici verlaufenden vasomotorischen Nerven (S. 450) herbeigeführt werden. In wie weit Druck und Geschwindigkeit des Blutstromes in der Leber und Niere die Absonderung beherrscht, haben wir oben (S. 144, 221) gesehen. In ganz gleicher Weise steigen und sinken beide Absonderungsprocesse mit Zunahme und Abnahme des Aortendrucks,

nehmen bei mechanischer Verengerung der zuführenden Gefässe (Pfortader, Nierenarterie) ab und hören bei völligem Verschluss derselben ganz auf

Dass die Absonderung des Pancreassaftes vom Nervensystem beeinflusst wird, dafür spricht der sofortige Eintritt der Secretion bei Aufnahme von Speisen in den Magen, ein Vorgang, der nur als ein reflectorischer gedeutet werden kann Ferner haben Heidenhain und Landau gefunden, dass die Absonderung durch electrische Reizung der Med. oblong. hervorgerufen oder, wenn sie bereits besteht, beschleunigt werden kann; mit der Absonderungsgeschwindigkeit steigt nach Heidenhain zugleich der Procentgehalt des Secretes an festen Stoffen. Die eigentlichen peripheren Bahnen der secretorischen Nerven sind indess noch nicht aufgefunden.

Der Einfluss des Nervensystems auf die Secretion der Milchdrüsen ist durch eine Reihe wohlverbürgter ärztlicher Erfahrungen belegt, denen zufolge plötzliche Gemüthsaffecte der Säugenden die abgesonderte Milch qualitativ und quantitativ beeinflussen. Auch der Akt des Saugens selbst wirkt als Absonderungsreiz, wahrscheinlich auf dem Wege reflectorischer Erregung des Secretionsapparates. Dagegen ist der Einfluss der Drüsennerven selbst auf die Secretion noch nicht als festgestellt zu erachten. Die diesbezüglichen spärlichen Beobachtungen von Röhrig an der Ziege sind weder in ihren Resultaten genügend ausgesprochen, noch haben sie bisher Bestätigung gefunden. Trennung des N. spermaticus ext., der den Euter der Thiere innervirt, hat nach Heidenhain und Partsch meist erhebliche Beschleunigung des Milchausflusses zur Folge.

Für die Schweissdrüsen ist die Unabhängigkeit der durch Nervenerregung hervorgerufenen Secretion vom Kreislauf und Blutdruck direct erwiesen (S. 404). In ihrem peripheren Verlauf sind die Schweissfasern allgemein grösseren Nervenstämmen zugesellt, für die Vorderpfote der Katze dem N. ulnaris und medianus, für die Hinterpfote dem N. ischiadicus, für die Gesichtsnerven des Pferdes und Schweines Aesten des N. trigeminus, daher Reizung dieser Nerven eine reichliche Schweisssecretion auslöst. Ausserdem finden sich Schweissfasern auch in sympathischen Bahnen des Grenzstranges (S. 452); allein diese sympathischen Bahnen benutzen den Grenzstrang nur als Durchgang; ihr eigentlicher Ursprung ist im Rückenmark gelegen. Dort finden sich auch die spinalen Schweisscentren (S. 404) und, gleichwie bei den vasomotorischen Centren, neben den spinalen noch ein zusammenfassendes, allgemeines Centrum für die Schweisssecretion aller vier Extremitäten (und des Rumpfes) in der Med. oblong. (S. 411). Ebenso besitzen die Schweissfasern für den Kopf ihr Centrum ausschliesslich in der Med. oblong. Daher kann durch Reizung der Med. oblong. Schweisssecretion am ganzen Körper hervorgerufen werden. Für diese Centren geben einmal Veränderungen der Blutbeschaffenheit und zwar Sauerstoffmangel (dyspnoisches oder Erstickungsblut), ferner Ueberhitzung des Blutes und endlich sensible Erregung, letztere auf dem Wege des Reflexes, den Secretionsreiz ab. Der Ein-

fluss des Grosshirns auf die centrale Erregung der Schweissnerven ist zweifellos; psychische Erregung führt zu der als „Angstschweiss" bekannten Secretion. Endlich sei noch der merkwürdigen Beobachtung von Dupuy gedacht, dass nach Durchschneidung des Halssympathicus beim Pferde starke Schweisssecretion im Gesicht ausbricht; ein Verständniss hierfür hat bisher noch nicht gewonnen werden können.

Einfluss der Nerven auf die Ernährung. Trophische Nerven. Dass die Nerven einen, wenn auch seinem Wesen nach noch unbekannten Einfluss auf die Ernährung und das Wachsthum der Gewebe ausüben, dafür sprechen eine Reihe von Erfahrungen aus Krankheitsfällen, so z. B. die Abnahme und der Schwund (Atrophie) gelähmter Gliedmaassen, die Ertödtung der Weichtheile am Kreuzbein und den Trochanteren durch die Schwere des Körpers (das sog. Durchliegen, Decubitus) bei gewissen Hirnerkrankungen, das Auftreten von Hautausschlägen bei Erkrankungen der Nerven und Spinalganglien u. A. m. Experimentell hat man versucht, durch Verletzungen gewisser Nerven Störungen in der Ernährung der Gewebe zu erzeugen, und man hat die nach der Durchschneidung der Nn. vagi auftretende Lungenerkrankung (S. 441), sowie die sog. Trigeminusophthalmie (S. 433) in diesem Sinne zu deuten gesucht; indess hat sich für das Zustandekommen der eben genannten Störungen eine einfachere und ungezwungenere Erklärung finden lassen. Nun ist es neuerdings Joseph gelungen, an Katzen durch Exstirpation des 2. Halsganglion regelmässig auf der Rückseite des gleichseitigen Ohres einen kreisrunden Haarausfall ohne jede entzündlichen Erscheinungen hervorzurufen, in derselben Weise wie sich beim Menschen die unter dem Namen der Alopecia areata (herdförmiger Haarausfall) bekannte Affection abspielt. Durch diese Beobachtung scheint die Existenz trophischer Nerven der thatsächlichen Grundlagen nicht mehr zu entbehren.

4. Die Lehre von den Sinnen.

Gleichwie die Thätigkeit der motorischen Nerven sich an den peripheren Endorganen derselben, den Muskeln kundgibt, so vermittelt der Erregungszustand eines sensiblen Nerven (S. 389) in dessen centralem Endapparat im Gehirn einen eigenthümlichen Vorgang, der zu einem nur subjectiv wahrnehmbaren Effect, zu der Empfindung führt. Die durch verschiedene sensible Nerven zugeleiteten Erregungen wirken nicht in gleicher Weise auf das Gehirn der Thiere; die durch sie hervorgerufenen Sinnesempfindungen sind unter sich verschieden, indess ist, wie sich herausstellen wird, es einzig und allein die Verbindung der einzelnen sensiblen Nerven mit ihrem resp. Centrum im Gehirn, wodurch der Effect der sensiblen Erregung zu einem verschiedenartigen wird. Die Empfindungen, die wir durch äussere Eindrücke erhalten, sind nicht abhängig von der Natur dieser Eindrücke, sondern vielmehr von der Natur der erregten Sinnescentren im Gehirn. Wir empfinden nicht die Vorgänge der Aussenwelt, die auf unseren Körper resp. einen gewissen Theil desselben einwirken, sondern nur

wie sie unserem Gehirn erscheinen. Die Fähigkeit der einzelnen Sinnescentren, eine bestimmte Art von Empfindung zu erzeugen, nennt man nach Johannes Müller, der zuerst die Lehre von den Sinnesempfindungen auf streng wissenschaftlicher Basis aufgebaut hat, ihre specifische Energie.

In der Regel werden die verschiedenen Sinnesnerven nicht durch die uns bekannten Nervenreize (S 373), sondern ein jeder von ihnen durch ganz bestimmte Einflüsse erregt. Zur Aufnahme dieser Einwirkungen befinden sich an den peripheren Enden der Sinnesnerven eigenthümliche Vorbaue oder Sinnesendapparate, welche nur durch bestimmte Einwirkungen erregt werden, und zwar ein jeder durch einen specifischen Reiz, den man als den adäquaten Reiz bezeichnet; so geben riechbare Stoffe den adäquaten Reiz für die Endausbreitungen des Riechnerven, Licht für die Endausbreitungen des Sehnerven, Schall für die Endapparate des Hörnerven u. s. f. Diese Sinnesendapparate übertragen dann ihre Erregung auf den mit ihnen in Verbindung stehenden Nerven, in welchem sich der Erregungsvorgang ganz wie in jeder anderen Nervenfaser fortpflanzt, und zwar nach Schelske in den Gefühlsnerven mit einer Geschwindigkeit, welche derjenigen im motorischen Nerven gleichkommt, etwa 30 Mtr. in der Secunde. Dass diese Erregungen dann verschiedene Empfindungen hervorrufen, hängt nur von den Eigenschaften der Centren ab, zu denen die Erregung geleitet wird. Die so zu Stande kommenden Empfindungen werden von der Psyche zu Schlüssen verwerthet, die meist unbewusst sind, und daraus setzt sich dann unser „Urtheil zusammen, das wir, weil wir uns des Dazwischentretens eines geistigen Aktes nicht bewusst sind, für eine unmittelbare Empfindung halten.

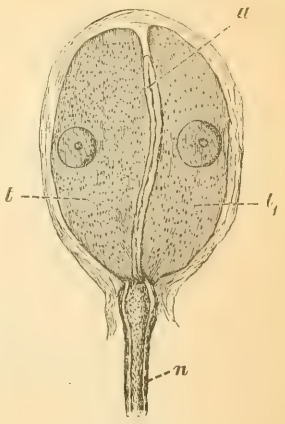
Der Gefühlssinn.

Alle äusseren und inneren Einwirkungen auf unsere Haut und unsere Schleimhäute rufen, durch die Nerven bis zu unserem Gehirn fortgepflanzt, daselbst eine eigenthümliche Empfindung, die Gefühlsempfindung hervor. Die gesammte Haut incl. der Schleimhäute stellt ein peripheres Sinnesorgan vor, das mit eigenthümlichen Nervenendapparaten verschiedener Art ausgestattet ist. Im Princip lassen sie sich auf kolbige und blasige Erweiterungen der feinsten marklos werdenden Nervenendäste der Haut zurückführen. Durch die so bewirkte Vergrösserung der Oberfläche der erregbaren Apparate der Haut werden diese für die zartesten äusseren Eindrücke empfänglich.

Man findet die Nervenendapparate in den verschiedenen Schichten der Haut. In der tiefsten Schicht des Rete Malpighi sowie in den Cutispapillen finden sich Tastzellen, in den Cutispapillen Tastkörperchen, im Unterhautbindegewebe die Vater-Pacini'schen Körperchen. Die Tastzellen, bisher nur in der Rüsselscheibe des Schweins, sowie in dem Schnabel und der Zunge der Vögel nach-

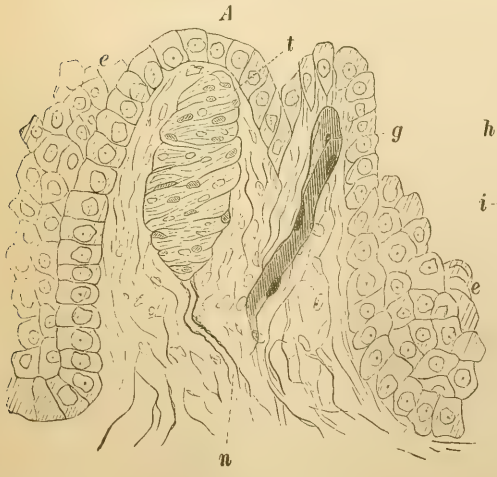
gewiesen, sind blasenförmige Zellen mit blassem Kern (wie t und t_1, Fig. 44), in deren Zellhülle das Neurilemm übergeht, während sich der Axencylinder in die Zellsubstanz verliert; häufig tritt ein Nervenendast (n) an zwei dicht nebeneinanderstehende Tastzellen, die sog. Zwillingstastzelle (Grandry's Körperchen, Fig. 44); das Neurilemm geht in die Kapsel über, während der Axencylinder (a) zwischen beiden Tastzellen emporsteigt. Sind mehrere Tastzellen der Breite nach in eine Hülle vereinigt, so entsteht ein einfaches Tastkörperchen (Fig. 45). Dieses von Meissner und R. Wagner entdeckte Gebilde von Tannenzapfenform (t) zeigt auf der Oberfläche zahlreiche Kerne und unregelmässige Streifen, welche vermuthlich den Grenzen der einzelnen Tastzellen entsprechen. Die an das untere Ende des Körperchen herantretende Nervenfaser (n) läuft wahrscheinlich spiralig um dasselbe herum, um dann in dessen Innern zu verschwinden. (Neben einer Tastkörperchen führenden Papille liegt in der Regel eine Gefässpapille [g].) Ein Aggregrat mehrerer Tastkörperchen bezeichnet man als „zusammengesetztes Tastkörperchen". Die Tastkörperchen finden sich beim Menschen fast an allen Hautstellen, am zahlreichsten da, wo das Gefühl sehr fein ist, wie an der Volarseite der Fingerspitzen (zu etwa 100 auf einer □ Linie), ferner in der ganzen Hohlhand und in der Fusssohle, weniger reichlich schon auf dem

Fig. 44.



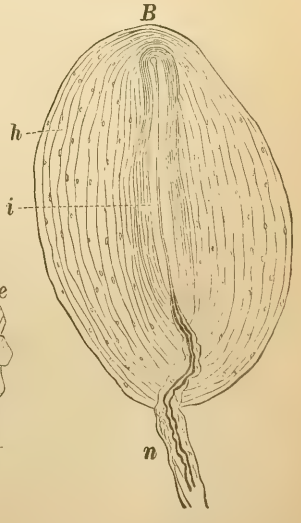
Zwillingstastzelle (in der Seitenansicht) nach Grandry.

Fig. 45.



Hautpapille mit Tastkörperchen vom Menschen.

Fig. 46.

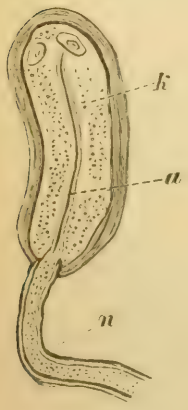


Vater-Pacini'sches Körperchen von der Katze.

Handrücken. An ersteren Stellen stehen sie auch in regelmässigen Reihen angeordnet, wodurch die regelmässig gestreifte Zeichnung der Haut entsteht. Ausser beim Menschen sind Tastkörperchen bisher nur noch beim Affen gefunden worden. Die Vater-Pacini'schen Körperchen (Fig. 46) von eiförmiger Gestalt bestehen aus zwiebelartig concentrischen Bindegewebslamellen (h), in die das Neurilemm der Nervenfaser (n) übergeht und die einen centralen, mit weicher feinkörniger Masse erfüllten Hohlraum. den Innenkolben (i) einschliessen, welchen der nackte Axencylinder gradlinig durchsetzt, um in der Nähe der Spitze mit einer oder zwei knopfartigen Verdickungen zu enden. Diese Körperchen finden sich beim Menschen stets im Unterhautbindegewebe und zwar an der Hohlhand und der Fusssohle, wo sie, meist vom blossen Auge sichtbar, wie Beeren an den Endausbreitungen des N. medianus und plantaris sitzen, ferner ziemlich verbreitet in den Gelenken; weiter in der Haut des Elephanten und der Fledermaus, vielleicht sogar der meisten Säugethiere; sehr zahlreich und infolge ihrer Grösse (2 Mm.) direct sichtbar im Gekröse der Katzen und hier auch in der Schleimhaut des Darmcanals und der Genitalien anzutreffen, weiter in den Sohlenballen der Carnivoren, endlich im Fuss des Pferdes und Schafes.

In der Augenbindehaut, in den Lippen, der Zunge, im weichen Gaumen der Säugethiere, beim Rind und Schwein auch in der Glans penis und clitoridis, beim Kaninchen in der Vaginalschleimhaut, seltener in den Sohlenballen der Fleischfresser findet man die Krause'schen Endkolben (Fig. 47), länglich ovale aus einer kernführenden Bindegewebshülle bestehende Bläschen (k), in deren halbflüssigem Inhalt der Axencylinder (a) zugespitzt oder mit einer kleinen Anschwellung endet.

Fig. 47.



Endkolben aus der Conjunctiva des Elephanten nach W. Krause.

In der Hornhaut, und zwar sowohl zwischen deren Epithelzellen als auf der freien Oberfläche, enden die feinsten Nervenästchen mit knopfförmigen Verdickungen, sog. Nervenendknöpfchen.

Endlich gehören auch hierher die Tast- oder Fühlhaare. Diese, länger und steifer als die gewöhnlichen Haare und in einem doppelten Haarbalg steckend, finden sich an den Lippen, am Kinn, in der Umgebung der Nasenöffnungen und um die Augen herum bei einer grossen Reihe von Säugethieren, besonders bei den Katzenthieren ausgebildet. Zu jedem Tasthaar tritt ein feiner Nervenfaden.

Im Wesentlichen sind es mechanische und thermische Reize, welche auf die Haut wirkend zu Empfindungen führen. Wird irgend eine Stelle unserer Haut berührt, so haben wir die Empfindung einer Berührung. Wird unserer Haut ein glühender Eisenstab genähert, so erzeugt die von diesem ausstrahlende Hitze in uns die Empfindung der Wärme. Indem diese Berührungs- und Temperaturempfindungen uns zum Bewusstsein kommen, führen sie zu Wahrnehmungen oder Gefühlen. Es ergeben sich so zwei gesonderte Gefühlsqualitäten, die wir mittels unserer Haut zu unterscheiden vermögen.

Ortsinn. Wird bei geschlossenen Augen unsere Stirnhaut berührt und dann eine andere Hautstelle z. B. der Handrücken, so vermögen wir ausser der Berührung als solcher auch noch mit mehr oder weniger Sicherheit den Ort der Berührung zu unterscheiden. Es sind also die Berührungsempfindungen mit Localzeichen versehen. Diese Fähigkeit, auch ohne Zuhilfenahme des Gesichtsinnes, den Ort der Berührung zu bestimmen, bezeichnet man wohl auch als den „Ortsinn der Haut", indessen stellt dieser nur einen Factor des allgemeinen Berührungsgefühls und nicht eine gesonderte Qualität des Gefühlssinnes vor. Wird z. B. irgend ein Punkt unserer Armhaut berührt, so pflanzt sich die Erregung, welche auf die zu den Tastkörperchen dieser Gegend tretenden feinsten Nervenfasern stattfindet, nach dem Gesetz von der isolirten Leitung (S. 373, ausschliesslich in diesen Nervenfasern bis zum Rückenmark fort, läuft in diesem aufwärts und weiter durch das Hirn bis zur Hirnrinde, wo diese Fasern in Gangliengruppen, sog. Centren enden. Erst wenn die Erregung hier anlangt, kommt die Empfindung zu Stande. Nun haben wir bereits gelegentlich der Verrichtungen der Hirnrinde (S. 420) gesehen, dass die Centren für die Gefühlsempfindungen, die Fühlsphäre, nach H. Munk beim Hunde in der grauen Hirnrinde des Scheitellappens gelegen sind, und zwar enden die sensiblen Nerven für die einzelnen Körpertheile an verschiedenen, scharf gesonderten Stellen dieser Fühlsphäre (Figur 43, C—J; S. 420). Es lassen sich hier Rindenbezirke für das Hinterbein, für das Vorderbein, für die Nacken-, Augen-, Ohr-, Rumpf- und Kopfregion unterscheiden, in denen, für jede dieser Gegenden gesondert, die Gefühlsnerven endigen. Es entspricht also jedem Punkt unserer Haut eine bestimmte Stelle auf der Hirnrinde des Scheitellappens, es ist gewissermassen unsere Hautoberfläche auf die Rinde des Scheitellappens projicirt. So kommt es, dass jede Hautempfindung zugleich mit einem Localzeichen verbunden ist, dass mit der Berührungsempfindung und unablöslich von ihr uns zugleich der Ort zum Bewusstsein kommt, zur Wahrnehmung gelangt, an dem die Berührung stattfindet, dass wir mit einem Wort die Berührungsempfindungen richtig localisiren. Wird uns nun die Erregung durch eine bestimmte Nervenfaser zugeleitet, so erregt sie im Hirn gewissermassen das Bild derjenigen Hautstelle, an welcher der Reiz stattgefunden, es liest unsere Psyche gleichsam Tasten ab. Vermöge der erwähnten anatomischen Projection der Hautoberfläche auf die Hirnrinde und durch die Erfahrung hat unsere Psyche gelernt, von welchen Hautbezirken die einzelnen Nervenfäden ihr die Nachrichten zutragen, und nun verlegt sie jedesmal, wenn eine durch diese Fasern ihr zugeleitete Empfindung ihr zum Bewusstsein kommt, den Sitz derselben, den Ort der Erregung an diejenige Hautstelle, zu der jene Nervenfäden gehen und von der aus sie gewohnt ist, Erregungen durch jene Nervenfäden zugeleitet zu erhalten. Diese Macht der Gewohnheit ist so stark, dass — und dies ist besonders interessant — Empfindungen in Hauttheile verlegt werden, die gar nicht mehr vorhanden sind. Ein am Arm oder Bein Amputirter klagt noch Jahre lang über hef-

tige Schmerzen in den abgesetzten Gliedmaassen; die an der Amputationsfläche durchschnittenen Nervenstämme, welche das abgesetzte Glied mit Empfindungsfasern versehen haben, erleiden in der verheilten Narbe des Stumpfes ab und zu Reizungen, welche zum Gehirn fortgeleitet Empfindungen erregen, die von der Psyche vermöge der einmal erworbenen Erfahrung in das Glied verlegt werden, von dem die erregten Nerven sonst herkamen, also in das nicht mehr am Körper befindliche Bein resp. den Arm. Aehnlich verlegen wir beim sog. Einschlafen des Fusses, das durch den Druck der Stuhlkante auf den Stamm des Ischiadicus im Verlauf des Oberschenkels hervorgerufen wird, die Empfindung des Kriebelns und Ameisenkriechens nicht auf die direct gedrückte Nervenstrecke, welche der Ausgangspunkt der Empfindung ist, sondern in die periphere Ausbreitung des Ischiadicus in der Fusssohle. Man bezeichnet diese Eigenschaft der Sinnescentren, die infolge ihnen zugeleiteter Erregungen entstehenden Empfindungen peripher zu verlegen, als das Gesetz der excentrischen Empfindung oder besser der peripheren Localisation der Empfindungen.

Die Feinheit der Localisation der Berührungsempfindungen ist an verschiedenen Stellen der Haut verschieden; sie ist von E. H. Weber, dem wir auf dem Gebiet des Gefühlssinnes die grundlegenden Untersuchungen verdanken, durch eine sinnreiche Methode gemessen worden. Diese beruht darauf, dass man die abgestumpften Spitzen eines Zirkels neben einander auf die zu prüfende Hautstelle setzt und die Entfernung bestimmt, welche man den Spitzen von einander geben muss, damit die Versuchsperson bei geschlossenen Augen die Berührung als die zweier getrennter Spitzen empfindet. Berührt man mit den Spitzen, wenn sie nur 2 Mm. auseinanderstehen, die Volarseite der letzten Fingerphalangen, so werden zweifellos zwei Spitzen empfunden. Berührt man aber mit den Spitzen bei gleichem Abstand von einander den Handrücken, so hat man die Empfindung einer einfachen Berührung; es muss hier der Abstand beider Spitzen bis auf mindestens 30 Mm. gebracht werden, um die Berührung als doppelt zu empfinden. Der Abstand der Zirkelspitzen, der nöthig ist, damit zwei getrennte Spitzen gefühlt werden, gibt also ein Maass für die Feinheit der Berührungsempfindung an den verschiedenen Stellen der Haut.

Weber hat so die Haut des ganzen Körpers geprüft und eine Tabelle entworfen, in der die Zahlen den Abstand, in Mm. umgerechnet, bedeuten, welchen man den Zirkelspitzen geben muss, damit an der betreffenden Stelle die Berührung als doppelt gefühlt wird.

Stirn 23, Augenlid 11, Ohr 23, Jochbeingegend 15, Wangen 11, Nasenspitze 7, Oberlippen 9, Zungenrücken 9, Zungenspitze 1, Zungenwurzel 9, Unterlippen 4, Mitte des harten Gaumen 14, Hals 34, Brust 45, Oberarm 68, Ellbogen und Unterarm 40, Handwurzel 32, Oberschenkel 68, Kniescheibe 36, Unterschenkel 40, Metatarsus 40, Scheitel 34, Hinterhaupt 27.

Rückenseite: Hals- und Rückenwirbel 55—70, Kreuzwirbel 40, Gesäss 40, Fussknöchel 23, Planta (Mitte) 16, Zehen (Planta) 11.

Volarfläche: Fingerspitzen 2, zweite Phalanx 5, erste Phalanx 7, Daumenmetacarpus 9.

Dorsalfläche: Fingerspitze 7, zweite Phalanx 11, dritte Phalanx 16, Metacarpus 19.

Im Allgemeinen sind also diejenigen Hautstellen am empfindlichsten, in denen die meisten Tastkörperchen liegen: Zungenspitze, Volarfläche der Finger, während die daran verhältnissmässig arme Dorsalfläche viel weniger empfindlich sich erweist.

Die feinste Berührungsempfindlichkeit besitzt die Zungenspitze, die stumpfste die Haut des Oberarms, Oberschenkels und Rückens, und zwar ist die Berührungsempfindlichkeit dieser Theile mehr als 60mal kleiner als die der Zungenspitze. Misst man für irgend eine Hautstelle die Entfernung beider Spitzen, bei welcher die doppelte Empfindung eben in eine einfache übergeht, die also um 2—5 Mm. kleiner ist als die eben angegebene, und führt diese Messung nach verschiedenen Richtungen in gleicher Weise aus, so erhält man eine kreisförmige oder an den Extremitäten mehr ovale Figur, innerhalb deren also immer zwei Berührungen als eine einfache gefühlt werden; ein solches kreisförmiges oder (an den Extremitäten mehr) ovales Territorium bezeichnet man als Empfindungskreis.

Die nächstliegende Erklärung würde die sein, dass ein jeder dieser Empfindungskreise von einer einzigen Nervenfaser versorgt wird und dass daher die innerhalb derselben stattfindenden Erregungen, dem Gehirn zugeleitet, stets die Empfindung einer einfachen Berührung hervorrufen. Dann müsste aber, wenn wir mit den Zirkelspitzen aus einem Empfindungskreise gegen den benachbarten vorrücken, sobald die eine Zirkelspitze die Grenze beider Empfindungskreise überschreitet, sofort eine doppelte Empfindung zu Stande kommen, also z. B. am Rücken, wo der Abstand 60 Mm. beträgt, schon dann, wenn beide Spitzen je 2 Mm. von der gemeinschaftlichen Grenze zweier anstossenden Empfindungskreise abstehen. Allein das ist nicht der Fall, vielmehr müssen z. B. am Rücken die Spitzen überall um 60 Mm. auseinanderstehen, wenn eine doppelte Berührung gefühlt werden soll. Man hat sich jeden Empfindungskreis aus einer grossen Anzahl mosaikartig angeordneter Feldchen, der Tastfeldchen (Bernstein), zusammengesetzt zu denken, und jedes dieser Feldchen bildet den Endbezirk einer Nervenfaser. Nimmt man nun an, dass jedesmal eine Reihe zwischenliegender unerregter Tastfeldchen nothwendig ist, damit eine Berührung als doppelt empfunden wird, so ist die eben angeführte Erfahrung verständlich; zugleich aber auch eine andere Erfahrung, dass nämlich die kleinste wahrnehmbare Distanz durch fortgesetzte Uebung, namentlich an solchen Stellen, welche grosse Empfindungskreise besitzen, herabgemindert werden kann. Daraus ergibt sich aber auch, dass wir es hier mit einem Process im Gehirn zu thun haben, und dass die Ursache der Empfindungskreise eigentlich nicht in den Eigenschaften der Haut, sondern in denen des Gehirns begründet ist.

Raumsinn. Aus den mit Localzeichen verbundenen Berührungsgefühlen gehen die Druckvorstellungen, die Erinnerungsbilder der Druckgefühle oder -Wahrnehmungen hervor, die Vorstellungen über die Existenz und Lage der die Haut berührenden Gegenstände. Ueber die Grösse, Schwere und Dimensionen eines Körpers, über die Beschaffenheit seiner Oberfläche, ob rauh, ob glatt, ob krumm, ob eben, gelangen wir durch das Berührungsgefühl allein und ohne Zuhilfenahme des Gesichts zu einer Vorstellung. Trifft die Haut eine Reihe gleichzeitig und continuirlich neben einander gelagerter Eindrücke, berührt ein Object mit einer beliebig geformten Fläche oder ein Gewicht die Haut, so combinirt die Seele aus den verschieden localisirten Druckempfindungen die Vorstellung von der Grösse, der Gestalt und dem Gewicht der gereizten Hautfläche. Da wir aber alle Sinnesempfindungen objectiviren, so übertragen wir auch die so erkannten räumlichen Verhältnisse der gereizten Hauttheile auf die als Ursachen der Empfindungen vorgestellten Objecte, übersetzen sie in Vorstellungen von Grösse, Gestalt, Abstand, Gewicht derselben. Man hat diese durch unser Hautsinnesorgan vermittelte Fähigkeit wohl auch als den „Raumsinn resp. Drucksinn der Haut" bezeichnet.

Tastsinn. Ueber die Beschaffenheit eines Körpers gelangen wir zu einer noch schärferen Vorstellung, wenn wir unser Fühlorgan, die betreffende Hautfläche, über den zu prüfenden Gegenstand nach allen Richtungen hinbewegen, ihn „abtasten". Wird die Tastfläche über das ruhende Object verschoben, so ändert sich auch der Ort der Empfindung: unser Bewusstsein erhält so eine stetige Reihenfolge verschieden localisirter Eindrücke, aus denen die Psyche die Vorstellung von der räumlichen Anordnung der hinter einander berührten Hautpunkte, von der Richtung und Ausdehnung der Berührungsbahn combinirt. Das sog. Tastvermögen ist besonders an den Händen gut ausgebildet, welche vermöge der Beweglichkeit ihrer einzelnen Finger und vermöge der an diesen so hervorragenden Berührungsempfindlichkeit zum Tasten ganz besonders geeignet sind. Ganz allgemein finden wir die zum Tasten bestimmten Organe mit einer möglichst grossen Beweglichkeit ausgestattet, so die Zunge aller Thiere, die Oberlippe der Einhufer, der Rüssel des Elephanten, die Fühler der Insecten. Das Tastvermögen der Fusssohlen beim Menschen ist für die Sicherheit und Festigkeit des Stehens von wesentlicher Bedeutung (S. 344). Die Fussenden der Thiere sind wegen ihrer geringeren Beweglichkeit und ihrer dicken hornigen Ueberzüge viel weniger zur Vermittlung von Tasteindrücken geeignet, am wenigsten bei den Thieren, welche, wie die Einhufer, ein ungetheiltes Fussende haben, das eine genaue Berührung mit den abzutastenden Gegenständen unmöglich macht. Dass indess von den Hufen aus und zwar durch die von der Hornkapsel eingeschlossene, an Nerven reiche Haut Tastempfindungen vermittelt werden, welche auch ohne Zuhilfenahme des Gesichtssinnes zu einer Vorstellung von der Beschaffenheit des Bodens, ob weich ob hart, ob eben oder uneben, führen, ergibt sich daraus, dass Pferde in der Dunkelheit und auf unbekanntem Terrain ebenso blinde Pferde

noch Ortsbewegungen zu machen im Stande sind. Bei den Thieren mit langen beweglichen Lippen bilden diese ein feines Tastorgan, dessen Empfindlichkeit noch durch die Tast- oder Fühlhaare erhöht wird; durch diese ist auch die Haut der Augenlider zu Tastempfindungen befähigt. In dieser Beziehung kommt den Tasthaaren der Hunde und Katzenthiere gleichfalls eine besondere Bedeutung als Tastorganen zu. Neuerdings hat Blaschko die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass auch die über die ganze Haut verbreiteten kleinen Wollhaare von Bedeutung für die Tastempfindung sind, ja dass diese sogar die empfindlichsten Tastorgane sind, weit empfindlicher als die zwischen den Wollhaaren gelegenen Hautbezirke.

Für die aus dem Abtasten zu gewinnenden Vorstellungen kommen uns die mit den Hautempfindungen verbundenen Localzeichen wesentlich zu Hilfe. Verändern wir die normale Stellung unseres Tastorgans, so treten sogleich Täuschungen unserer Tastvorstellungen ein, wie z. B. in dem berühmten „Erbsversuch des Aristoteles". Kreuzt man den Mittelfinger mit dem Zeigefinger und betastet mit den gekreuzten Fingerspitzen eine Erbse, so erhält man die Vorstellung von zwei Erbsen, weil unsere Psyche gewohnt ist, nur die von der Ulnarseite des Zeigefingers und Radialseite des Grossfingers ihr zuströmenden Tastempfindungen als von einem betasteten Gegenstande herrührend und einander ergänzend zu combiniren.

Drucksinn. Mittels unserer Haut sind wir auch im Stande, die Intensität des ausgeübten Druckes abzuschätzen. Druckempfindungen werden schon durch sehr kleine Reize ausgelöst, an der Stirn schon bei Application von nur 2 Mgrm. Je stärker die Erregung der Nervenfasern ist, welche sich in dem gedrückten Theile verbreiten, eine um so stärkere Erregung läuft den Nerven entlang zum Hirn und löst hier im Centrum eine um so intensivere Empfindung aus, und so ist es zu verstehen, dass mit der Druckempfindung, die zum Bewusstsein kommt, sich zugleich eine Druckvorstellung verbindet, eine Vorstellung über die Kraft, mit der die Objecte auf die Haut wirken. Dieses Vermögen, die Intensität des auf die Haut ausgeübten Druckes abzuschätzen, bezeichnet man als Drucksinn (im engeren Sinne). Der Drucksinn der Haut, den man durch Feststellung der kleinsten Gewichtsdifferenz bestimmt, die nöthig ist, um zwei auf die (gut unterstützte) Hand aufgelegte Gewichte als verschieden schwer zu erkennen, ist sehr fein. Zwar ist die Haut kein absoluter Druckmesser; sie kann in dieser Hinsicht sich nicht mit der schlechtesten Wage messen, es fehlt ihr jedes Schätzungsvermögen für absolute Gewichte, wohl aber ist sie ein relativer Druckmesser von verhältnissmässig grosser Feinheit. Nach Weber können wir Gewichte unterscheiden, die sich wie 29 : 30 verhalten, also 29 von 30 Grm., 58 von 60 Grm., 87 von 90 Grm. u. s. f., doch dies auch nur unter der Bedingung, dass zwischen dem Auflegen beider Gewichte höchstens 15 Secunden vergehen.

Verfliesst zwischen dem Auflegen der Gewichte auch nur $^1/_2$ Min., so lassen

sich nur noch Gewichte unterscheiden, die sich wie 24 : 30 verhalten. Sobald nämlich das Gewicht entfernt wird, hört die Druckempfindung auf, aber unser Gehirn hat die Fähigkeit, den empfundenen Sinneseindruck als solchen sowie die Intensität desselben noch eine sehr kurze Zeit lang festzuhalten. Erfolgt innerhalb dieser ein neuer Druck, so sind wir im Stande, die Stärke beider Empfindungen mit einander zu vergleichen. Sehr schnell erblasst aber der einmal erhaltene Sinneseindruck, und dann vermögen wir einen neuen Sinneseindruck nur unsicher mit dem erst empfundenen zu vergleichen.

Bei gewissen mit Herabsetzung des Druckgefühls verbundenen Krankheiten (so bei der mit Zerstörung der Hinterstränge des Rückenmarks einhergehenden Tabes dorsalis) kann der Drucksinn so herabgesetzt sein, dass 50 Grm. von 2500 Grm. nicht mehr unterschieden werden können.

Muskelsinn. In der Regel schätzen wir das Gewicht eines Objectes nicht allein mittels des Drucksinns der Haut ab; am häufigsten wohl dadurch, dass wir das Gewicht heben und aus der Muskelspannung, die nothwendig ist, der Schwerkraft des Körpers das Gleichgewicht zu halten, auf die Schwere des Körpers einen Schluss ziehen. Das Vermögen, mittels der Empfindung von dem Grade der Muskelspannung das Gewicht eines Körpers abzuschätzen, bezeichnet man als Muskelsinn. Nach den Untersuchungen von C. Sachs sind es wahrscheinlich die von ihm nachgewiesenen, durch die hinteren Spinalnervenwurzeln austretenden sensiblen Muskelnerven (S. 391), welche das Muskelgefühl vermitteln. Ueber die Feinheit des Muskelsinns hat Weber Versuche in der Weise angestellt, dass er ein Tuch, in welches Gewichte gelegt waren, an seinen vier Zipfeln kräftig ergriff, damit in der Reibung kein Unterschied entstand und somit das Druckgefühl möglichst ausser Spiel blieb, und nun die Gewichte mit Hilfe der Vorderarmmuskeln, die das Ellbogengelenk beugen, abwog. Weber fand so, dass der Muskelsinn ebenso wenig wie der Drucksinn der Haut eine absolute Gewichtsschätzung gestattet, wohl aber in Rücksicht der Schätzung des relativen Gewichtes oder von Gewichtsdifferenzen den Drucksinn noch an Feinheit übertrifft. Mittels des Muskelsinnes konnte er Gewichte unterscheiden, die sich wie 39 : 40 verhielten, während er mittels des Drucksinns der Haut nur Gewichte im Verhältniss von 29 : 30 zu unterscheiden im Stande war. Die Gefühle oder besser die Wahrnehmungen vom Zustand der Muskeln, ihrer Dehnung oder Spannung, ihrer Contraction sind mit weniger entwickelten Localzeichen verbunden, als die Hautgefühle. Aus den Muskelgefühlen allein resultiren Vorstellungen nicht; aber die Muskelgefühle können mit Druckgefühlen für die Druckvorstellungen zusammentreten. Beide vereint liefern die recht scharfen Vorstellungen über die jeweilige Lage der Körpertheile, wie über die Lageveränderung der Körpertheile bei passiver Bewegung derselben.

Eine letzte Gruppe von Gefühlen bilden endlich die Innervationsgefühle, die Wahrnehmungen der Bewegungsanregung bei der activen Bewegung der Körpertheile. Diese Gruppe kommt nie

isolirt, sondern immer in Verbindung mit Druck- und Muskelgefühlen vor.

Temperatursinn. Die zweite Qualität des Gefühlssinnes bilden die Temperaturgefühle. Organe dieses Sinnes sind nach Weber: die ganze äussere Haut, die Haut des äusseren Gehörgangs, die Schleimhaut der Mund- und Rachenhöhle, des vorderen Eingangs und Bodens der Nasenhöhle und der oberen Fläche der Gaumenbögen, endlich die Schleimhaut des Afters; doch sind, wie zuerst die Untersuchungen von Blix gelehrt haben, die genannten Flächen nicht in ihrer ganzen Continuität für Wärme- und Kälteempfindungen befähigt, vielmehr ist diese Fähigkeit an ganz bestimmte, in wechselnder Menge über die einzelnen Hautpartien zerstreute Punkte gebunden, welche höchst wahrscheinlich die Endorgane specifischer „temperaturempfindender" Nerven darstellen. Solcher Temperaturpunkte gibt es zwei grundverschiedene Arten: Kältepunkte und Wärmepunkte, von denen jene ausschliesslich die Empfindung der Kälte, diese ausschliesslich die Empfindung der Wärme vermitteln. Von den zwischen diesen Punkten gelegenen Hautpartien aus gelingt es nicht, irgend welche Temperaturempfindung hervorzurufen, während von den Kälte- und Wärmepunkten nicht nur durch den adäquaten Reiz, sondern nach Blix auch durch electrische, nach Goldscheider sogar durch mechanische Reizung die entsprechende Empfindung ausgelöst werden kann. Das Bestimmende für die Temperaturempfindung ist die um 30° C. herum schwankende Eigentemperatur der Haut (und der in ihr befindlichen Temperaturpunkte); diese bildet für unsere Empfindung die sog. „Nullpunkttemperatur" (Ewald Hering). Kalt nennen wir jeden Körper, der unseren Kältepunkten Wärme entzieht, warm jeden, der unseren Wärmepunkten Wärme zuführt. Wasser, das die Hauttemperatur hat, wird nicht empfunden, als wäre es nicht vorhanden. Berührt man ein Stück Holz und ein Stück Metall, welche beide die nämliche Temperatur besitzen, so erscheint jenes wärmer als dieses, weil das Metall als guter Wärmeleiter der Haut schneller Wärme entzieht, als das Holz. Unsere Haut ist ein relativer Wärmemesser, aber ein solcher von erheblicher Feinheit. Weber konnte mit den Fingern beim Eintauchen in verschieden temperirtes Wasser noch Unterschiede erkennen, wenn die Temperaturdifferenz $^1/_2$—$^1/_4$° C. betrug. Die Feinheit des Temperatursinns ist an verschiedenen Körperstellen verschieden; sie hängt in erster Linie von der Dicke der Epidermis ab, indem durch diese die Wärme schlechter eindringt, sodann von der Menge der in der Raumeinheit vorhandenen Temperaturpunkte, insofern Hautgegenden, wo Wärme- und Kältepunkte dicht gedrängt stehen, einen ausgebildeten Temperatursinn besitzen. So erklärt es sich auch, dass je grösser die Hautfläche ist, die ein kalter oder warmer Körper berührt, desto feiner die Temperaturempfindung wird. Am empfindlichsten sind die Augenlider, die Lippen, die Zunge, demnächst der Ellbogen. Wärme und Kälte wird nur von der Haut aus empfunden und nicht vom Nervenstamm aus. Taucht man den Ellbogen in sehr heisses oder eiskaltes Wasser, so empfindet man in

der Umgebung desselben Wärme und Kälte, aber niemals Wärme und Kälte in der peripheren Ausbreitung des hier dicht unter der Haut liegenden, von der Wärme oder Kälte direct getroffenen Ulnarisstammes. Ebenso wenig empfindet eine blossgelegte Zahnpulpa Wärme und Kälte.

Diese Fähigkeit der gesammten Hautoberfläche, Wärme und Kälte zu empfinden, ist von ausserordentlicher Bedeutung für die Oeconomie des Thierkörpers, insofern wir dadurch von übermässiger Wärme und Kälte, welche beide die Existenz des Organismus bedrohen, unter Umständen sogar zu zerstören im Stande sind, Kenntniss erhalten und uns so gegen die Einwirkung derselben zu schützen vermögen.

Gemeingefühle. Ausser den bisher betrachteten Berührungs- und Temperaturgefühlen kommen uns noch eine Reihe anderer Empfindungen zum Bewusstsein, die man zum Unterschied von jenen als Allgemeingefühle bezeichnet. Dazu gehört vor Allem die Schmerzempfindung, ferner das Gefühl des Kitzels, Schauders, Ekels, der Wollust, endlich Hunger und Durst. Der charakteristische Unterschied zwischen diesen Gemeingefühlen und jenen echten Sinnesempfindungen besteht darin, dass wir mittels des Druck- und Temperatursinnes, ebenso wie durch den Gehörs-, Gesichts-, Geruchs- und Geschmackssinn von den Objecten und den Vorgängen der Aussenwelt Kenntniss erhalten und die dadurch hervorgerufenen Empfindungen unmittelbar in die Objecte der Aussenwelt selbst verlegen, während durch die Gemeingefühle einzig und allein Zustände unseres eigenen Körpers uns zum Bewusstsein gelangen. Während das Druck- und Temperaturgefühl ausschliesslich durch äussere Einwirkungen auf die Haut und die an die Haut nächst angrenzenden Schleimhäute zu Stande kommt, sind der Erregung von Gemeingefühlen fast alle Theile unseres Körpers fähig.

Allen Gefühlsnerven (N. trigeminus, hintere Spinalnervenwurzeln und Sympathicus) ist eine Art von Empfindung gemeinsam, die Schmerzempfindung. Jede physikalische oder chemische Einwirkung kann, wenn sie eine gewisse Grenze übersteigt, eine Schmerzempfindung hervorrufen. In der Regel lässt sich der Schmerz auf einen starken Zug, Druck, Spannung oder auf eine Aetzung, Entzündung etc. zurückführen; es gibt aber auch einen Wärme- und Kälteschmerz. Die verschiedenen Theile des Körpers haben eine verschiedene Schmerzempfindlichkeit, je nachdem eine grössere oder geringere Zahl Nerven sich darin verbreiten; ausserdem hängt die specifische Empfindlichkeit der Theile von der Dicke der Haut ab.

Der Schmerz wird um so leichter empfunden, je grösser die angegriffene Oberfläche ist. Man kann daher in Wasser von 50° C. einen Finger eintauchen, ohne Schmerz zu empfinden (vielmehr hat man hier nur eine Temperaturempfindung), während man beim Eintauchen der Hand Schmerz empfindet. Der Wärmeschmerz entsteht erst von ca. 48° C. ab, das Kälteschmerz bereits von ca. 10° C. abwärts. Weber fand auch, dass ein um 25° C. höher als sein Finger tempe-

rirtes Wasser mehr geeignet war, Schmerz zu erzeugen, als ein solches, dessen Temperatur 25° C. unter der der Finger lag. Die Schmerzempfindung unterscheidet sich von der Berührungs- und Druckempfindung auch dadurch, dass sie nicht nur wie diese von der Haut, sondern auch vom Nervenstamm aus hervorgerufen werden kann. Taucht man den Ellbogen in heisses oder eiskaltes Wasser, so hat man nur an der eingetauchten Hautpartie Empfindung von Wärme resp. Kälte, vom Stamm des Ulnaris aus, also in dessen peripherer Ausbreitung empfindet man niemals Wärme und Kälte, höchstens Schmerz. Endlich unterscheidet sich die Schmerzempfindung auch dadurch von den echten Sinnesempfindungen, dass zwischen schmerzerregender Einwirkung und Beginn des Schmerzes oft ein über mehrere Secunden ausgedehntes Intervall liegt und auch die Nachdauer des Schmerzes oft ausserordentlich lange anhält. Die sog. Irradiation des Schmerzes, seine Ausbreitung in einem Hof um den direct afficirten Punkt (Zahnweh mit Gesichtsschmerz verbunden u. a.) beruht auf einer Mitempfindung (S. 427). Pathologisch tritt der Schmerz auch in normal wenig empfindlichen Theilen auf; Knochen, Bauchfell, Muskeln können der Sitz sehr heftiger Schmerzen werden. Bei dem Tetanus, der zu Zeiten gewisse Muskeln befällt (Gastrocnemius, Semitendinosus), sowie bei der Trichinosis treten sehr heftige Schmerzen in den Muskeln auf; hierher gehören auch die überaus heftigen Schmerzen, welche die tetanische Zusammenziehung der glatten Muskelfasern des Darms bei der Colik und des Uterus beim Gebären (Wehen) verursachen.

Mit dem Schmerzgefühl ist nicht selten das Ermüdungsgefühl verbunden; nach heftiger Thätigkeit willkürlicher Muskeln empfinden wir Ermüdung, zuweilen daneben auch Schmerz.

Ueber die übrigen Allgemeingefühle ist wenig Sicheres bekannt. Kitzel-, Schauder- und Wollustgefühl werden vorzugsweise durch die schwächsten Grade mechanischer oder thermischer Hautreize veranlasst, so das Kitzelgefühl bei der leisesten Berührung der Lippengegend oder der Nasenöffnungen, das Schaudergefühl durch leise Berührung der Rückenhaut mit mässig kalten Gegenständen. Häufig entstehen sie als Begleiterscheinungen im Gefolge anderer echter Sinnesempfindungen. So z. B. entsteht bei vielen Personen ein die ganze Oberfläche überrieselndes Schaudergefühl in Begleitung hoher schriller Gehörseindrücke (Kratzen eines Messers auf Glas) oder in Begleitung intensiv saurer Geschmacksempfindungen, ebenso das Ekelgefühl in Begleitung fauliger Geschmacks- oder übler Geruchseindrücke; ja bei Manchen vermag schon die Vorstellung solcher Empfindungen Schauder- und Ekelgefühl zu erwecken. Hunger- und Durstgefühl stellen sich ein, wenn seit der Einführung von Speise und Trank eine gewisse Zeit verflossen ist, die bald kleiner, bald grösser ist. Alle diese Erfahrungen machen es wahrscheinlich, dass die Gemeingefühle meist secundäre Folgen der primär ausgelösten echten Sinnesempfindungen sind, hervorgerufen durch eine im Gehirn zu Stande kommende Irradiation der Erregung (S. 427).

Die ersten Hungergefühle treten unter abnormen Sensationen in der Magengegend (Wehegefühl, Kollern und Gurgeln im Leibe) auf und werden schon

durch eine gewisse Anfüllung des Magens mit Speisen, ja selbst mit unverdaulichen Stoffen für eine Weile beschwichtigt, es geht demnach das erste Hungergefühl vom Magen aus. Nach kurzer Zeit stellt sich jedoch das allgemeine Hungergefühl wieder ein und wird erst gänzlich verscheucht, wenn eine reichliche Resorption von Nährstoffen stattgefunden; daher bei Duodenalfisteln ungeachtet des gefüllten Magens das Hungergefühl bestehen bleibt. Ueber die Nervenbahnen, welche das Hungergefühl vermitteln, ist nichts Sicheres festgestellt. Aus der Beobachtung von Longet, dass noch nach Durchschneidung der Vagi und Glossopharyngei das Hungergefühl fortbesteht, lässt sich einmal schliessen, dass dasselbe centralen Ursprunges sein, vom Gehirn ausgehen kann (daher es durch auf das Gehirn wirkende narcotische Stoffe wie Tabak und Opium vorübergehend beschwichtigt wird) und dass es von Seiten anderer Nerven als der Magen- und Geschmacksnerven, vielleicht seitens der Geruch- und Sehnerven angeregt werden kann. Das Durstgefühl geht von der Schleimhaut der Mundhöhle und des Schlundes aus, gibt sich durch Trockenheit und Brennen im Schlunde kund und ist bedingt durch Abnahme des Wassergehaltes der Mund- und Rachenhöhle infolge Austrocknens derselben (längeres Sprechen oder Singen, Einathmen trockner Luft, Kauen trockner Speisen), besonders infolge von reichlichem Wasserverlust durch Schwitzen, durch profuse Diarrhöen u. A. Bei Anfeuchtung der Mundhöhle mit Wasser wird das Durstgefühl zunächst beschwichtigt, um sehr bald wiederzukehren. Ein solches allgemeines Durstgefühl kann nur durch Ersatz des zu Verlust gegangenen Wassers beseitigt werden, am schnellsten nach Dupuytren durch Einspritzen von Wasser in die Venen, langsamer durch Aufnahme von Getränk. Auch das Durstgefühl kann centralen Ursprungs sein, vom Gehirn ausgehen, wie einmal daraus sich ergibt, dass auch nach Durchschneidung der zum Mund und Rachen gehenden Nerven: Trigeminus, Glossopharyngeus, Vagus die Thiere ziemlich ebenso viel trinken als in der Norm, ferner daraus, dass bei gewissen Affectionen des Gehirns Durstgefühl nicht mehr auftritt.

Der Geschmackssinn.

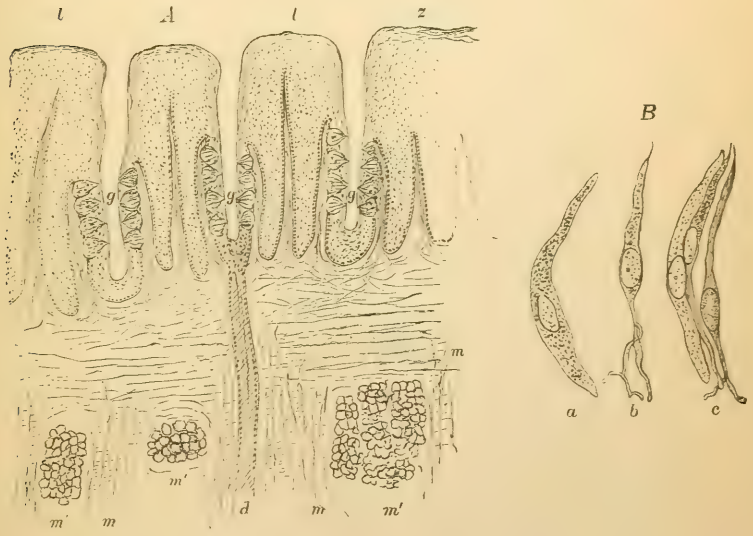
Unsere Kenntnisse von diesem Sinn, den man mit Recht als den chemischen bezeichnet, zeigt noch die meisten Lücken. Schon die Grenzen seiner Ausbreitung in der Mundhöhle sind ausserordentlich schwer zu bestimmen, weil das Schmecken meist mit anderen Sinnesempfindungen (Geruchs- und Gefühlsempfindungen) innig verknüpft ist: man thut daher gut bei Versuchen über den Geschmack den Geruchssinn durch Versperren der Nasenlöcher auszuschalten.

Der Zungenrücken, der wichtigste Träger des Geschmacks, ist an seiner Oberfläche mit Papillen besetzt, von denen wir je nach ihrem Aussehen drei Formen unterscheiden: Papillae fungiformes, foliatae und circumvallatae. Feststeht, dass die Zunge ganz hinten an ihrer Wurzel die intensivste Geschmacksempfindung besitzt; hier treten eine im Halbkreis stehende Reihe von wallförmigen Papillen vom blossen Auge deutlich hervor. An diesen sind in reicher Zahl eigenthümliche Gebilde gefunden worden, die von ihren Entdeckern

Lovén als Geschmacksknospen und von Schwalbe als Schmeckbecher bezeichnet worden sind. Bei allen bislang untersuchten Säugethieren findet man an den Pap. vallatae zwischen dem geschichteten Pflasterepithel Schmeckbecher, bei einigen finden sie sich nur in dem durch den Wall geschützten Seitenabhang der Papillen, bei anderen (Mensch, Hund, Kaninchen, Hase, Ratte, Maus) auch an dem Seitenabhang des Ringwalls, beim Menschen und anderen Säugern kommen sie vereinzelt auf der freien Oberfläche der umwallten Papillen vor; beim Menschen und bei den Nagern endlich sind Schmeckbecher auch an den Pap. foliatae anzutreffen.

Bei Kaninchen und Hasen kommt ausser den (nur 2 an Zahl vorhandenen) Papillen an jeder Seite der Zungenwurzel ein eigenthümliches Geschmacksorgan in Form einer von Querfurchen durchzogenen ovalen Erhabenheit vor, die sog. Geschmacksleiste (Fig. 48, A, l). Die kolbenartigen Geschmacksknospen

Fig. 48.



Geschmacksorgan. A. Senkrechter Durchschnitt durch das seitliche Geschmacksorgan der Kaninchenzunge. B. Isolirte Deck- und Schmeckzellen.

(A, g) münden an der Oberfläche der Seitenwände der Papillen mit einer schmalen Oeffnung, dem Porus; sie bestehen aus zwiebelartig in einander gefügten und wie die Dauben eines Fasses gekrümmten Deckzellen (B, a) und den dünnen langen Schmeckzellen (B, b), die den von den Deckzellen gebildeten Hohlraum einnehmen (bei c sieht man eine Deckzelle im Zusammenhang mit zwei Schmeckzellen). Der obere Fortsatz der Schmeckzelle trägt eine kurze feine, stäbchen- oder härchenähnliche Spitze, die noch innerhalb des Porus liegt und nur selten daraus her-

vorragt. Der untere Fortsatz ist dünn und theilt sich wieder in mehrere Aeste, die mit Endigungen des Geschmacksnerven in Verbindung stehen. In beiden Geschmacksleisten schätzt Schwalbe die Zahl der Schmeckbecher auf 14—15000, beim Schaf und Schwein auf 9500, beim Rind auf 35000.

Solche Schmeckbecher hat man auch in den anderen Papillenformen, indess nur spärlich gefunden; ferner beim Menschen am Zungenrücken bis zur Ueberschlagsstelle der Schleimhaut gegen den Kehldeckel, am weichen Gaumen, an den Gaumenbögen und an der Uvula.

Zur Zunge gehen zwei Hirnnerven, der N. glossopharyngeus (S. 437) und der N. lingualis vom Trigeminus (S. 432). Der erstere ist, wenn auch nicht der ausschliessliche, so doch zweifellos der hauptsächliche Geschmacksnerv, während der Lingualis vorherrschend der Gefühlsnerv der Zunge und höchstens für die Zungenspitze und den vorderen Theil der Zunge Geschmacksnerv ist. Im Einklang hiermit steht die interessante Beobachtung von v. Vintschgau und Hönigschmied, dass nach einseitiger Durchschneidung des Glossopharyngeus bei jungen Kaninchen die Schmeckbecher am Zungengrund auf der operirten Seite schon innerhalb 3 Wochen vollständig verschwinden, eine Erfahrung, die, analog der Degeneration des durchschnittenen peripheren Nervenstücks (S. 379), für den Zusammenhang der Geschmacksnerven mit den Schmeckbechern den unzweifelhaften physiologischen Beweis erbringt.

Man unterscheidet im Allgemeinen etwa 5 Qualitäten des Geschmacks: süss, bitter, salzig, sauer und laugenartig. Sauer schmecken diejenigen Verbindungen, welche die Chemie als Säuren bezeichnet; die sog. Alkalien oder Basen haben einen unangenehmen laugen- oder seifenartigen Geschmack. Salzig schmecken eine Reihe von Verbindungen von Säuren mit Alkalien, welche chemisch als Salze bezeichnet werden, doch gibt es Ausnahmen hiervon, so z. B. schmeckt Magnesiumsulfat bitter, neutrales Bleiacetat (Bleizucker) süss. Bitter schmecken in der Regel die Alkaloide, süss die mehratomigen Alcohole mit höheren Kohlenstoffgehalt: $C_3H_5(HO)_2$ Glycol, $C_3H_5(HO)_3$ Glycerin, $C_6H_6(HO)_6$ Traubenzucker, $C_{12}H_{11}(HO)_{11}$ Rohrzucker u. s. w.

Als oberstes Gesetz gilt, dass nur diejenigen Stoffe schmecken d. h. eine Geschmacksempfindung erzeugen, welche gelöst eingeführt werden oder doch in der Mundflüssigkeit löslich sind. Nur im gelösten Zustand können sie auf dem Wege der Hydrodiffusion (S. 167) in den capillaren Spalt zwischen den Abhängen der Papillen (Fig. 48, A) und auf die frei in die capillare Flüssigkeitsschicht hineinragenden Stäbchen oder Härchen der Schmeckzellen einwirken. Ungelöste oder colloide Substanzen, wie Eiweiss, Gummi, Stärke sind nicht schmeckbar.

Ausser dem hinteren Theil des Zungenrückens, der Gegend der umwallten Papillen und zugleich dem Haupsitz des Geschmacks, sind bei vielen Menschen die Zungenränder und die Zungenspitze, zuweilen auch die vordere Fläche des Gaumensegels und die Gaumenbögen geschmacksfähig. Doch existiren hier viele individuelle Varietäten. Es

sind dies diejenigen Stellen an denen, wie erwähnt, auch Schmeckbecher gefunden worden sind.

Der Geschmack ist von hervorragender Feinheit; verdünnte Schwefelsäure wird noch zu $^1/_{2000}$, ferner nach Camerer Kochsalz noch zu $^1/_{1500}$, Chinin sogar zu $^1/_{34000}$ Grm. richtig erkannt.

Im Allgemeinen zeigen die Thiere eine Vorliebe für den süssen und den salzigen Geschmack, letzteres besonders die Herbivoren (S. 267); bitter oder sauer schmeckende Stoffe werden in der Regel verschmäht. Mittels des Geschmackssinnes im Verein mit dem Geruchssinn wählen die Thiere die ihnen zusagenden Futtermittel aus. Erst sehr intensives Hungergefühl veranlasst die Thiere, ihnen sonst nicht schmeckende Futterstoffe zu sich zu nehmen.

Um zu verstehen, wie die einzelnen verschiedenen Geschmacksempfindungen zu Stande kommen, muss man zu der Hypothese greifen, dass für jede Geschmacksqualität eigene Geschmacksfasern vorhanden sind. Unter dieser Annahme ist auch die Erfahrung von v. Vintschgau begreiflich, der an der Zungenspitze sauer und süss gut, bitter und salzig nur unsicher unterscheiden konnte. Es würde dies darauf hinweisen, dass die einzelnen Fasergattungen sich nicht überall in gleicher Verbreitung vorfinden.

Sulzer (1752) hat zuerst bei Application von Silber und Kupfer an die Zunge eine eigenthümliche Geschmacksempfindung entdeckt. Volta hat dann die Erscheinung auf den durch die Metalle und den feuchten Leiter hervorgerufenen galvanischen Strom zurückgeführt. Schickt man durch die Zunge einen constanten Strom, so hat man während der Dauer der Stromschliessung an der Anode einen säuerlichen, an der Kathode einen alkalischen oder bittern (herben) Geschmack. Beim Oeffnen des Stromes hat man einen Nachgeschmack, wobei nicht selten die Geschmacksempfindung sich umkehrt. Wahrscheinlich beruht der electrische Geschmack auf einer directen Erregung der Geschmacksnerven und hängt, wie Rosenthal gezeigt hat, nicht von dem Schmecken der durch den Strom gebildeten Electrolyte ab.

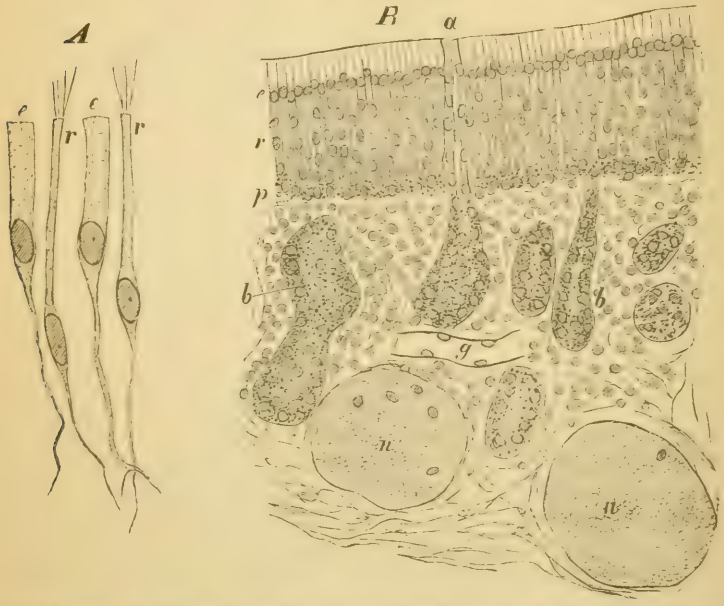
Der Geruchssinn.

Mittels des Geruchs nehmen der Mensch und die Thiere die gasförmigen Effluvien der Körper wahr. Der Mechanismus des Riechens besteht darin, dass mittels eines Luftstroms die riechbaren Theile in die Nasenhöhle eingesogen werden. Dort kommen sie in Berührung mit der Regio olfactoria d. h. demjenigen Theil der Nasenschleimhaut, welcher die obere Partie der Nasenscheidewand, die Schneider'sche Membran und die obere und zum Theil die mittlere Nasenmuschel auskleidet. Die Regio olfactoria sieht beim Hund und Kaninchen braun, beim Mensch und den übrigen Säugern mehr gelblich aus. In ihr kommen eigenthümliche Gebilde, die Riechzellen, vor, welche als periphere Endorgane des Geruchssinnes anzusehen sind.

Der untere roth gefärbte Theil der Nasenschleimhaut, die Regio respiratoria

(in der sich die Nn. nasales ant. und post. vom II. Ast des Trigeminus verbreiten) vermittelt nur die Gefühlsempfindungen der Nase. Er trägt von der vorderen Grenze der knöchernen Nase bis zu den Choanen Flimmerzellen. In der Regio olfactoria (Fig. 49, B) treten an Stelle des Flimmerepithels langgestreckte Cylinderzellen (mit e bezeichnet) auf, und diese wechseln ab mit spindelförmigen Gebilden

Fig. 49.



Geruchsorgan. A. Zellen aus der Regio olfactoria des Frosches. B. Senkrechter Durchschnitt der Regio olfactoria des Kaninchens.

(r), welche nur einen kurzen, mit gelbrothem Pigment erfüllten Zellleib nebst Kern (der indess immer tiefer steht, als der der Cylinderzellen e) und zwei Fortsätze zeigen; der obere stäbchenförmige Fortsatz steigt zwischen den Cylinderepithelien empor und endet in gleicher Höhe mit den Cylinderepithelien auf der Oberfläche der Schleimhaut, der untere sehr dünne und varicöse Fortsatz hängt mit den marklosen Endästen des Riechnerven (n) zusammen. Die spindelförmigen Gebilde hat ihr Entdecker M. Schultze die Riechzellen genannt. Solche Riechzellen sind beim Menschen, Hund, Katze, Pferd, Schaf, Kalb, Kaninchen, sowie bei Fischen gefunden worden. Bei Vögeln, Amphibien und Reptilien sind die Riechzellen (Fig. 49 A, r) mit 4—10 zarten Haaren (Riechhärchen) besetzt, welche theils steif und unbeweglich sind, theils eine langsam schwingende Bewegung erkennen lassen. Ganz ähnliche Gebilde: Stäbchen und Härchen tragende Zellen, die in eine capillare Flüssigkeitsschicht hineinragen, kennen wir schon als periphere Endapparate des Geschmacksnerven (S. 471).

In der Regio olfactoria treten auch eigenthümliche schlauchförmige Drüsen auf, die Bowman'schen Drüsen (B, b), deren rundliche Epithelzellen bräunliches Pigment enthalten; sie öffnen sich mit enger Mündung (a) frei auf die Oberfläche.

Das sog. Jacobsohn'sche Organ in der Nasenhöhle, welches bei Herbivoren am deutlichsten, bei Carnivoren schwächer entwickelt ist, hat die physiologische Bedeutung der Regio olfactoria; auch hier finden sich zwischen den Flimmerzellen der Schleimhaut nach Balogh theils Stäbchen-, theils Härchenzellen, deren untere Fortsätze mit Olfactoriusfasern in Verbindung treten.

Der specifische Nerv für die Geruchsempfindungen ist unzweifelhaft der N. olfactorius, dessen Endausbreitungen an die Riechzellen treten, haben doch Exner und Lustig beobachtet, dass nach Zerstörung der Riechlappen bei Fröschen und Kaninchen die Riechzellen (wie die Epithelzellen) zum Theil durch fettige Degeneration zu Grunde gehen, zum Theil atrophisch werden d. h. schrumpfen. Das Centrum für den Geruchssinn, die Riechsphäre, soll beim Hund an der Basis des Gehirns, in der Rinde des Gyrus hippocampi liegen (Fig. 42, O; S. 420 u. 422).

Die riechbaren Stoffe brauchen nicht in Gasform der Nase zugeführt werden, um auf die Riechzellen, die Endapparate des Riechnerven, zu wirken; auch als duftende Flüssigkeiten bewirken sie eine Geruchswahrnehmung, nur darf durch die Flüssigkeit selbst die Riechschleimhaut nicht angegriffen und ihre Oberfläche, die Riechzellen, so verändert werden, dass dadurch die Geruchsperception aufgehoben wird. Als eine vollkommene indifferente Lösung für die Nasenschleimhaut erweist sich nach E. Aronsohn $^3/_4$proc. Kochsalzlösung, während Wasser die Schleimhaut rasch angreift und die Riechfähigkeit aufhebt. Deshalb müssen die riechbaren Stoffe in jener Kochsalzlösung der Nase zugeführt werden. Der Riechakt ist regelmässig an die Einathmung geknüpft; je mehr Luft wir einziehen, desto intensiver ist der Sinneseindruck. Wir schliessen deshalb den Mund, um alle Luft sammt den riechbaren Stoffen durch die Nase passiren zu lassen. Hält man den Athem an, so hört jede Geruchsempfindung auf, selbst wenn man sich in einer mit starken Gerüchen geschwängerten Atmosphäre befindet. Der mit riechenden Theilchen beladene Exspirationsstrom erzeugt nur eine schwache Geruchsempfindung, weil nach Fick die Regio olfactoria durch den Keilbeinkörper, wie durch einen Schirm, geschützt wird. Wollen wir bei schwachen Gerüchen möglichst viel von den riechbaren Theilchen möglichst schnell in die Nase bekommen, so machen wir rasch auf einander folgende kleine Inspirationen bei geschlossenem Munde. Vorzugsweise die Thiere benutzen diese Art des Riechens beim sog. Spüren, Schnüffeln, Schnobern.

Für den Riechnerven bilden Riechstoffe den adäquaten Reiz; weder durch mechanische, noch durch thermische Reizung gelingt es eine Geruchsempfindung hervorzurufen. Die Einwirkung der riechbaren Stoffe auf die Nervenenden hat man sich als eine chemische vorzustellen. Der Geruchnerv ermüdet nach Aronsohn auf Application eines und desselben Reizes erst nach 3—5 Minuten und bedarf zur völligen Erholung mindestens eine Minute Zeit. Die Gerüche nach Qualitäten zu unterscheiden, ist zur Zeit noch nicht möglich. Man unterscheidet sie im Allgemeinen als angenehme oder Wohlgerüche

und unangenehme oder üble Gerüche. Doch existiren auch hier individuelle Unterschiede derart, dass Stoffe, welche dem Einen übel riechen, dem Anderen noch nicht als übelriechend erscheinen. Meist sind die widerwärtig riechenden Stoffe, wie Schwefelwasserstoff, Phosphorwasserstoff und andere zumal bei der Fäulniss sich entwickelnde Gase dem Organismus verderblich (S. 86). Das Geruchsorgan ist daher in dieser Hinsicht von nicht zu unterschätzender Bedeutung, indem durch Vermittlung desselben die Thiere befähigt werden, widerwärtig riechende und ihnen meist schädliche Luftarten zu meiden. Nicht zu unterschätzen ist endlich die Bedeutung des Geruchsorgans für die reflectorische Erregung der Secretionen seitens der Verdauungsdrüsen: schon der Geruch einer leckeren Speise regt bei Menschen und Thieren den Appetit an und ruft reichliche Secretion von Speichel und, wie die Beobachtung an Magenfistelhunden lehrt, auch von Magensaft hervor. (Die centripetale Bahn stellt der Olfactorius vor, das Centralorgan: das Gehirn und die Speichelcentren der Med. oblong., die centrifugale Bahn: die zu den Speicheldrüsen gehenden secretorischen Nerven: Chorda tympani [S. 434] und N. Jacobsonii [S. 437]).

Nach Valentin werden noch $^1/_{600}$ Mgrm. Brom, $^1/_{3000}$ Mgrm. Schwefelwasserstoff, $^1/_{20000}$ Mgrm. Rosenöl und eine noch viel geringere Menge von Moschus deutlich als solche gerochen. In noch viel kleinerer Menge erregen nach Fischer und Penzoldt Chlorphenol und Mercaptan die Geruchswahrnehmung. Wenn auch obigen Zahlen keine absolute Gültigkeit zukommt, so zeigen sie doch, dass eine grosse Feinheit der Geruchsreaction besteht und dass die einzelnen Riechstoffe in sehr verschiedenen Mengen erregend wirken. Von geradezu an das Unglaubliche streifender Feinheit ist die Entwicklung des Geruchssinnes bei den Thieren, bei welchen dieser Sinn überhaupt eine grosse Rolle spielt, u. A. auch zu ihren Geschlechtsfunctionen in Beziehung steht. Jagdhunde erkennen durch den Geruch die Spur eines Wildes, das sich oft in der Entfernung von einem bis mehreren Kilometern befindet. Von der Menge der hier in Betracht kommenden riechbaren Stoffen können wir uns bei ihrer ausserordentlichen Kleinheit keine greifbare Vorstellung machen.

Ueber das Zustandekommen der verschiedenen Gerüche müssen wir, ebenso wie beim Geschmack, die Hypothese machen, dass mit den Riechzellen verschiedene Gattungen von Nervenfasern verknüpft sind, von denen die einen durch diese, die anderen durch jene Geruchsqualitäten angesprochen werden und so die verschiedenen Geruchsqualitäten dem Centrum übermitteln.

Der Gehörssinn.

Schall ist der allgemeine Ausdruck für diejenige Bewegung elastischer materieller Theile, welche bis zu unserem Ohr fortgepflanzt in unserer Psyche eine eigenthümliche Empfindung, die Gehörsempfindung hervorruft.

Jeder Körper, welcher mit genügender Schnelligkeit schwingt, erregt in den

ihn umgebenden Medien eine Wellenbewegung, die sog. Schallwellen d. h. abwechselnde Verdünnungen und Verdichtungen der Luft. Zur Schallleitung bedarf es materieller Medien, das Vacuum kann den Schall nicht leiten. Die Geschwindigkeit, mit der die Schallwellen sich verbreiten, die Schallgeschwindigkeit beträgt in Luft etwa 350 Mtr., ist grösser in Flüssigkeiten, noch grösser in festen Körpern (in Wasser etwa 4 mal, in Eisen und Tannenholz etwa 17 mal so gross als in der Luft). Gehen Schallwellen aus einem Mittel in's andere über, so werden sie z. Th. zurückgeworfen, reflectirt; stossen sie auf ein festes Hinderniss, so werden sie fast vollständig zurückgeworfen, und zwar ist hier der Reflexionswinkel gleich dem Einfallswinkel.

Je stärker die Verdünnungen und Verdichtungen der Luft sind, desto grösser ist die Stärke, die Intensität des Schalls. Bei der Fortpflanzung durch die Luft nimmt die Schallintensität mit dem Quadrat der Entfernung ab, sodass mit Zunahme der Entfernung der Schallquelle um das Doppelte die Schallstärke um das Vierfache abnimmt.

Erfolgen die Schwingungen regelmässig, periodisch und mit einer gewissen Geschwindigkeit, so haben wir die Empfindung des Tons; die Höhe des Tons wächst mit der Anzahl der Schwingungen in der Secunde.

Schallleitung.

Schallleitung durch das äussere Ohr. Das äussere Ohr besteht aus der Ohrmuschel und dem äusseren Gehörgang. Die Ohrmuschel mit dem Gehörgang ist einem trichterförmig sich verengenden Hörrohr vergleichbar, das den Zweck hat, möglichst viel Schallwellen mittels seiner weiten äusseren Oeffnung aufzufangen. Diese Function der Ohrmuschel tritt da besonders hervor, wo die Ohrmuschel wie z. B. beim Pferd leicht nach allen Richtungen beweglich ist. Offenbar werden um so mehr Schallwellen aufgefangen, je mehr die Ohrmuschel den Schallwellen senkrecht entgegengewendet wird, und je vollkommener sie sich der Trichterform nähert. Demnach befinden sich die in einem nur geringen Winkel vom Kopf abstehenden, meist fast unbeweglichen Ohrmuscheln des Menschen in für das Auffangen der Schallwellen ungünstigen Bedingungen, und dies um so mehr, als ihre Form sich sehr beträchtlich von der eines Trichters entfernt. In der That hat die Ohrmuschel beim Menschen in dieser Hinsisht nur geringe Bedeutung; man kann sie mit einer teigigen Masse ganz ausfüllen oder sie platt an den Kopf andrücken, ohne dass man deshalb schlecht hört. Doch ist die Muschel nicht ganz ohne Bedeutung, wovon man sich dadurch überzeugen kann, dass man den Ohrtrichter durch Anlegen der Hohlhand vergrössert, wie dies auch Schwerhörige zur Verstärkung des Schalls in der Regel thun. Ferner trägt die Ohrmuschel wesentlich dazu bei, die Richtung der Schallquelle zu unterscheiden und zu erkennen. Am stärksten wird der Schall empfunden, wenn der Gehörgang den Schallwellen in gerader Linie zugewendet ist. Drückt man die Ohrmuschel platt an den Kopf, so

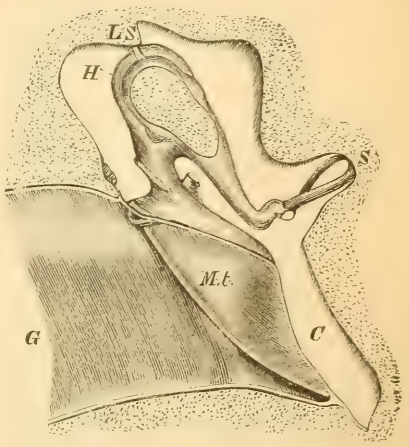
kann man, wie Ed. Weber hervorgehoben hat, die Richtung des Schalls, insbesondere in Bezug darauf, ob die Schallquelle vorn oder hinten gelegen ist, viel schlechter als sonst unterscheiden. Auch beurtheilen wir die Richtung des Schalls nach demjenigen Ohr, welches den Schall stärker vernimmt. Von einer hinter uns gelegenen Schallquelle werden die die Rückseite der Ohrmuschel treffenden Schallwellen zurückgeworfen, ohne in den äusseren Gehörgang zu gelangen, daher erscheint uns der Schall weniger stark, dumpf. Hält man umgekehrt vor dem Ohr beide Hohlhände mit der Vola nach hinten, so erhält man für jede von vorn ertönende Stimme den Eindruck, als käme die Stimme, die tiefer und dumpfer erscheint, von einer hinter dem Ohr gelegenen Schallquelle, mit anderen Worten, als befände sich die sprechende Person hinter uns. Es dämpft die vorgehaltene Hohlhand den Schall ungefähr in der Art, wie wenn er von hinten käme. Endlich dient die Ohrmuschel gewissermassen als Schutzorgan für das Ohr, insofern in ihren labyrinthartigen Gängen Staub, kleine körperliche Elemente, Insecten etc. abgefangen und vom Eindringen in den äusseren Gehörgang abgelenkt werden können; zu dem nämlichen Zweck dienen wohl auch die am Eingang zum Gehörgang stehenden mehr oder weniger reichlichen Haare. Das äussere Ohr fehlt unter den Säugethieren nur einigen wühlenden Thieren (Maulwurf), sowie den stets oder grösstentheils unter Wasser lebenden Cetaceen (Walthiere).

In dem äusseren Gehörgang, der in seinem Anfangsdrittel aus Knorpel, weiterhin aus Knochen gebildet ist, werden die eintretenden Schallwellen, wie in einem Hörrohr, durch mannigfache Reflexion von den Wänden des gekrümmten, an verschiedenen Stellen verschieden weiten Canals gleichsam condensirt. Der sich zuletzt noch etwas erweiternde Canal ist nach innen durch das Trommelfell abgeschlossen, das von oben und aussen schräg nach unten und innen gestellt ist. Das auf die Innenfläche des Gehörgangs abgesonderte, in den kleinen Ohrschmalzdrüsen bereitete Ohrenschmalz (S. 230) erhält die Wände des Gehörgangs und auch das Trommelfell geschmeidig. Durch die im Gehörgang gleichsam condensirten Schallwellen wird das Trommelfell in Schwingungen versetzt und diese Wellenbewegung mittels der mit dem Trommelfell verbundenen Gehörknöchelchen durch die Paukenhöhle hindurch an das Labyrinth übertragen.

Bau der Paukenhöhle. Das schräg von oben und aussen nach unten und innen gestellte Trommelfell (Membrana tympani, M. t., Fig. 50) bildet keine ebene Fläche, ist vielmehr trichterförmig nach der Paukenhöhle zu eingezogen. Die etwas unter seinem geometrischen Mittelpunkt belegene, am weitesten in die Paukenhöhle hineinragende Spitze des Trichters, heisst Nabel, Umbo. Das was dem Trommelfell diese eigenthümliche Form gibt, ist der zwischen die Trommelfelllamellen mit seiner ganzen Länge eingelassene Hammergriff oder Hammerstiel, dessen freies Ende mit der Spitze des Nabels zusammenfällt. Abgesehen davon ist vom Rande nach dem Nabel zu das Trommelfell auf

der Innenfläche d. h. nach der Paukenhöhle (Cavum tympani, C) zu concav ausgebuchtet. Ueber dem obereren Rande des Trommelfells geht der Hammergriff mittels eines Halses in den dicken Hammerkopf (H) über, den Hals umfasst circulär ein Heftband, von v. Helmholtz das Axenband genannt, welches von einem Knochenpunkt der äusseren Paukenhöhlenwand ausgeht und die Axe bildet, um die der Hammer hin und her schwingen kann. Ausserdem entspringen vom Hammergriff der lange und vom Hals der kurze Fortsatz, welch' letzterer ziemlich senkrecht auf der Ebene des langen Fortsatzes und Hammergriffs steht (und daher auf der Abbildung nicht sichtbar ist). Der Hammerkopf (H) besitzt eine convexe Gelenkfläche zur Verbindung mit einer entsprechenden concaven des zweiten Gehörknöchelchens, des Amboss. Dieser hat im Ganzen die Gestalt eines zweiwurzligen Backzahns, von dessen Wurzeln oder Fortsätzen der eine kürzere (der in der Abbildung abgeschnitten ist) an der hinteren Paukenhöhlenwand durch Bänder befestigt ist, während der längere (in der Abbildung sichtbare) ein Gelenk trägt zur Verbindung mit dem Köpfchen des letzten Gehörknöchelchens, des Steigbügels oder Stapes (S); dieser besteht aus einem Knochenbogen und einer die freien Enden des Bogens verbindenden ovalen Fussplatte, die in das ovale Fenster eingelassen ist, welches die Paukenhöhle (C) vom Labyrinth abschliesst. Ein Lig. superius (LS) beschränkt die Beweglichkeit der Knöchelchen nach abwärts. — Beim erwachsenen Menschen besitzt das Trommelfell eine Oberfläche von ca. 50 Quadratmillimeter; kleine Thiere besitzen ein relativ grösseres Trommelfell. Das absolut grösste Trommelfell mit ca. 55 Quadratmillimeter Oberfläche findet sich beim Löwen.

Fig. 50.

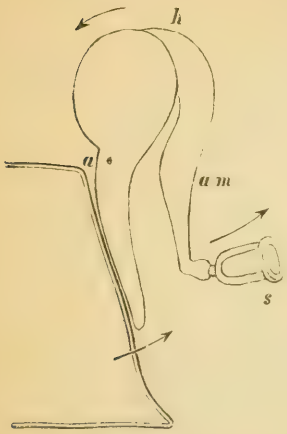


Durchschnitt des Gehörgangs G, und der Paukenhöhle C, dicht hinter dem Hammerstiel. Vergr. 4, nach Heusen.

Schallleitung durch die Paukenhöhle. Wird von einer anlangenden Schallwelle das Trommelfell einwärts d. h. nach der Paukenhöhle zu getrieben, wie der Pfeil in Fig. 51 anzeigt, so wird der Hammergriff diese Bewegung mitmachen. Da aber der Hammer sich um das Axenband dreht (der Drehpunkt ist mit a bezeichnet), so werden die oberhalb des Axenbandes liegenden Theile die entgegengesetzte Bewegung machen, also der Hammerkopf nach aussen (in der Richtung des darüber stehenden Pfeils) schwingen. Die letztere Bewegung wird der mit dem Hammerkopf durch ein Gelenk verbundene Amboss a m mitmachen, also auch der Körper des Amboss nach aussen schwingen, während sein langer Fortsatz (der kurze Fortsatz ist an der Paukenhöhlenwand befestigt) umgekehrt nach innen,

also in derselben Richtung wie der Hammerstiel gedreht wird, und diese Bewegung muss auch der mit dem Ambossfortsatz verbundene Steigbügel mitmachen, dessen Fussplatte in das ovale Fenster eingelassen ist. Das Gelenk zwischen Hammerkopf und Amboss zeigt nach v. Helmholtz die Eigenthümlichkeit eines sog. Sperrgelenks; es greifen nämlich die hervorragenden Ecken der Gelenkfläche des Amboss in entsprechende Vertiefungen der Gelenkfläche des Hammers ein. Es muss also der Hammerkopf bei seinen Bewegungen nach aussen den Amboss mitnehmen. Schwingt nun das Trommelfell zurück oder wird es infolge starken Innendrucks in der Paukenhöhle nach aussen getrieben, so greifen die Sperrzähne nicht ein, es können sich die Gelenkflächen des Hammers und Amboss von einander abheben, und so wird verhütet, dass der nach aussen schwingende Steigbügel aus dem ovalen Fenster herausgerissen wird.

Fig. 51.



Die Mechanik der Gehörknöchelchen, schematisch, nach v Helmholtz.

Da mit dem Hammerkopf der Amboss und mit dessen längerem Fortsatz der Steigbügel articulirt, der Hammer selbst aber um das Axenband als Axe drehbar ist, so kann man das System der Gehörknöchel als einen zweiarmigen, ungleicharmigen Hebel betrachten, dessen einen, zugleich längeren Arm der Hammerstiel und dessen anderen Arm der Hammerkopf nebst Anhängen (Amboss und Steigbügel) vorstellt. Nun ist aber die Länge des Hammerstiels bis zum Axenband etwa $1\frac{1}{2}$mal so gross als die des Hammerkopfes, vom Axenband ab gemessen, es wird also der Hammerkopf nur $\frac{2}{3}$ der Excursionsgrösse des Hammerstiels und damit auch des Trommelfells machen, dagegen wird die Kraft, mit welcher der Hammerkopf nebst Amboss und Steigbügel seine Bewegungen ausführt, umgekehrt $1\frac{1}{2}$mal so gross sein, als die des Hammerstiels. Da ferner das Trommelfell etwa 20mal so gross ist, als die Membran des ovalen Fensters, sich also die Kraft der Trommelfellschwingung auf eine 20mal kleinere Membran concentrirt, so wird die Excursion des Trommelfells durch die Gehörknöchelchen in eine Bewegung der Membran des ovalen Fensters von geringerer Amplitude, aber von einer $1\frac{1}{2} \times 20$, also fast dreissigmal so grossen Kraft umgesetzt. Die Bewegung der das Trommelfell treffenden Luftmoleküle, die Schallwelle, welcher grosse Amplitude, aber geringe Kraft beizumessen ist, wird somit durch das Hebelwerk der Gehörknöchelchen in eine Bewegung von geringer Amplitude, aber umgekehrt von um so grösserer Kraft umgesetzt, und dadurch möglichst vollständig die Bewegung an die Labyrinthflüssigkeit übertragen. Bei den Vögeln findet sich statt der Reihe der Gehörknöchelchen ein kleiner stabförmiger Knochen, die Columella.

Geräth das Trommelfell durch die sie treffenden Schallwellen in Mitschwingung? Gespannte Membranen z. B. Saiten zeigen bekanntlich beim Anschlagen einen Ton, den sog. Eigenton, der um so höher, je stärker die Spannung der Membran, und bei gleicher Spannung um so tiefer ist, je grösser die Membran. Lässt man umgekehrt in der Nähe der Saite ihren Eigenton erklingen, so geräth die Saite in Mitschwingung, Resonanz, sie resonirt, wie man sagt, dagegen bleibt sie beim Erklingen andrer Töne in Ruhe: sie beginnt erst zu resoniren, wenn der erklingende Ton sich ihrem Eigenton nähert, ebenso schwingt sie mit, wenn ein Ton erklingt, dessen Schwingungszahl ein vielfaches ihres Eigentons ist. Danach, sollte man vermuthen, würde das Trommelfell nur mitschwingen, wenn sein Eigenton angesprochen wird, und dann würde dieser Ton von uns ausserordentlich stark, die übrigen Töne mit geringerer oder verschwindender Stärke, also mehr weniger undeutlich vernommen werden. Nun ist aber unser Ohr im Stande, wie noch ausführlicher besprochen werden soll (S. 488), Töne von ausserordentlich variirender Höhe (deren Schwingungszahlen zwischen 32 und 4000 Schwingungen in der Secunde auseinandergehen) deutlich zu unterscheiden. Dies würde absolut unmöglich sein, wenn das Trommelfell eine einfache glatt ausgespannte Membran wäre. Anders ist es aber bei Membranen von trichterförmiger Gestalt. Eine elastische Membran, deren Mitte trichterförmig eingezogen ist, hat wie v. Helmholtz nachgewiesen, an verschiedensten Punkten eine sehr verschiedene Spannung, die am stärksten in der Mitte, in der Gegend des sog. Nabels ist, wo zugleich die Membran am dünnsten, und von da ab nach der Peripherie zu allmälig abnimmt. Demnach stellt das trichterförmige Trommelfell (Fig. 50, M. t; S. 479) gleichsam eine Mosaik vieler kleiner Membranen vor, deren jeder einzelnen eine verschiedene Spannung, also auch ein verschiedener Eigenton zukommt. Eine solche trichterförmige elastische Membran hat die Fähigkeit, eine grosse Reihe von Tönen gleich gut fortzuleiten, besonders wenn sie belastet ist, wie dies beim Trommelfell durch die Gehörknöchelchen der Fall ist. Nach A. Fick verliert jede Membran ihren Eigenton, sobald man einen starren Radius in sie einfügt, wie dies am Trommelfell durch die Einlagerung des Hammergriffs verwirklicht ist. Das Trommelfell kann sich so allen Schwingungsgeschwindigkeiten, einer grossen Reihe von Tönen gleich gut accommodiren. Durch die Belastung mit den Gehörknöchelchen ist auch die Nachschwingung des Trommelfells aufgehoben. Schlägt man eine Trommel an, so schwingt sie in ihrem Eigenton mit allmälig abnehmender Stärke nach, die Trommel tönt, wie man sagt, nach. Ein solches Nachtönen, welches das Hören ausserordentlich erschweren würde, wird durch die Gehörknöchelchen verhütet; diese wirken wie die Dämpfer an einem Clavier, die sich nach jedem Ton an die Saite anlegen.

Zu der Dämpfung des Trommelfells steht auch der M. tensor tympani in Beziehung, der von der Paukenhöhlenwand über dem Trommelfell entspringend

sich mit einer dünnen langen Sehne an den Hammer ungefähr da ansetzt, wo der Hammerstiel in den Hammerhals übergeht. Es ist wenig wahrscheinlich, dass ihm die Function zukommt, für die Auffassung der einzelnen Töne das Trommelfell verschieden zu spannen, da seine Spannung nicht so schnell variiren kann, als unser Ohr im Stande ist, eine grosse Reihe von Tönen hinter einander aufzufassen, vielmehr nimmt man wohl mit Recht an, dass seine Aufgabe darin besteht, durch seine Spannung die Schwingungsweite des Trommelfells bei sehr intensiven Erschütterungen zu vermindern oder doch wenigstens die in diesem Fall beträchtlichen Nachschwingungen des Trommelfells zu mässigen, also ebenfalls als Dämpfer zu wirken. Doch genügt die Dämpfung nicht für alle Fälle; nicht gar zu selten wird durch ausserordentlich starke Erschütterungen (Kanonenschlag) das Trommelfell gesprengt.

Bedeutung der Tuba Eustachii. Von der Paukenhöhle geht von hinten und aussen schief nach vorn, unten und medianwärts ein Canal ab, der in die Rachenhöhle ausmündet und nur in seinem oberen Drittel knöcherne, weiterhin knorplige Wandungen hat, die Tuba Eustachii oder Ohrtrompete. Die wulstige Oeffnung in der Rachenhöhle ist für gewöhnlich geschlossen, öffnet sich aber regelmässig beim Schlucken. Ihre Bedeutung hat schon vor zwei Jahrhunderten Valsalva erkannt und durch einen schönen Versuch erläutert. Hält man Mund und Nasenlöcher zu und macht eine Exspirations- und, ohne die Luft herauszulassen, gleich eine Schlingbewegung, so empfindet man ein eigenthümliches Sausen in beiden Ohren, ein Knacken der Gehörknöchelchen, dadurch hervorgebracht, dass Luft in die Paukenhöhle hineingepresst wird und das Trommelfell nach aussen drängt (positiver Versuch des Valsalva). Dieser Zustand wird erst durch eine Schlingbewegung aufgehoben, infolge deren die überschüssige Luft der Paukenhöhle wieder nach der Rachenhöhle entweicht. Erzeugt man umgekehrt bei geschlossenem Mund und Nasenlöchern durch eine Inspirationsbewegung einen luftverdünnten Raum im Pharynx und macht nun eine Schlingbewegung, so dringt aus der Paukenhöhle Luft in die Rachenhöhle, infolge dessen wird das Trommelfell und mit ihm die Gehörknöchelchen durch den äusseren Luftdruck in die Paukenhöhle hineingetrieben, es entsteht dadurch wieder ein Knacken der Gehörknöchelchen (negativer Versuch des Valsalva oder Müller'scher Versuch). Beide Male werden, so lange die abnorme Stellung des Trommelfells besteht, die Gehörsempfindungen dumpf und undeutlich. Daraus geht hervor, dass die Tuba die Bedeutung hat, den barometrischen Druck zwischen Paukenhöhlenluft und Rachenhöhlenluft, welch' letztere gleich dem der Atmosphäre ist, sich ausgleichen zu lassen. Wäre das Innere der Paukenhöhle vollständig abgeschlossen, so würden dadurch eine Reihe von Nachtheilen gesetzt sein. Durch Gasdiffusion würde aus der Paukenhöhle nach und nach der Sauerstoff verschwinden und dadurch die Spannung der Innenluft geringer werden, oder es würde, wie sonst im Körper, wo eine abgeschlossene Luftansammlung sich findet, mit der Resorption der Luft durch Gasdiffusion Hand in Hand

eine compensatorische Ausscheidung von Flüssigkeit, eine seröse Transsudation aus den unter höherem Druck stehenden Blutgefässen erfolgen. Endlich würden die Absonderungen der Schleimhaut mangels eines Abzugsweges sich in der Paukenhöhle ansammeln und sie verstopfen müssen. Alle diese Nachtheile beseitigt die Tuba, indem sie sich bei jeder Schlingbewegung öffnet und dadurch Luft aus der Paukenhöhle austreten resp. atmosphärische Luft aus dem Mundrachenraum in die Paukenhöhle eintreten lässt und zugleich das Schleimhautsecret ableitet. Ist sie verstopft, wie z. B. bei starkem Katarrh der Tuba, der in der Regel aus der Rachenhöhle fortgeleitet ist, so treten Hörstörungen auf: in diesem Fall suchen die Ohrenärzte durch Einführen feiner Sonden in die Tuba von dem Ostium pharyngeum aus die Wegsamkeit des Canals wiederherzustellen. Diese Ausgleichung des Drucks zwischen Paukenhöhle und Atmosphäre ist aber deshalb von der grössten Bedeutung, weil bei jeder Verdünnung oder Verdichtung der Luft in der Paukenhöhle das Trommelfell nach innen resp. nach aussen getrieben und während dessen, wie beim Valsalva'schen Versuch, die Gehörsempfindungen geschwächt oder undeutlich werden. Für die ungehinderte Fortpflanzung der Schallwellen vom Trommelfell durch die Paukenhöhle nach dem Labyrinth ist der Druckausgleich zwischen Paukenhöhlen- und Atmosphärenluft geradezu eine Nothwendigkeit. Stände die Tuba dauernd offen, so könnten durch sie hindurch Schallwellen direct in die Paukenhöhle gelangen, wir würden dann unsere eigene Stimme stärker, dröhnend vernehmen. Ferner würden, wenn die Tuba dauernd offen stände, die Schwankungen des Luftdrucks in der Mundrachenhöhle, wie sie durch das Ein- und Ausathmen gesetzt werden, sich auf die Paukenluft fortsetzen und so eine Auswärts- und Einwärtsbewegung des Trommelfells zur Folge haben, und während dieses abnormen Zustandes würden wir, wie beim Valsalva'schen Versuch, schlecht hören. Die Muskeln, welche bei der Schlingbewegung den weichen Gaumen heben, entspringen z. Th. von Knochenpunkten der Schädelbasis, z. Th. von der Tuba: sie werden daher bei ihrer Contraction die häutige Tuba klaffend machen.

Schallleitung durch die Kopfknochen. Bekanntlich pflanzt sich der Schall durch feste Körper noch besser fort, als durch Luft. Schlägt man eine Stimmgabel schwach an, so hört man sie nur schwach. Sobald man sie jedoch auf einen Kopfknochen aufsetzt oder sie mit den Zähnen berührt, hört man ihren Ton intensiver. Nimmt man eine Taschenuhr in den Mund und schliesst denselben, so hört man nicht das Ticken der Uhr: im Augenblick jedoch, wo die Uhr einen Zahn berührt, hört man das Ticken sehr deutlich. In beiden Fällen geschieht die Leitung durch die Kopfknochen. Nach E. H. Weber hört man bei Verstopfung eines äusseren Gehörganges den Klang einer die Zähne berührenden Stimmgabel lauter und dumpfer in dem betreffenden Ohr; man erhält den Eindruck, als befinde sich die Uhr im Ohr. Diese Schallleitung, welche nur bei den Knochenfischen eine wichtige Rolle spielt, kommt für den Menschen

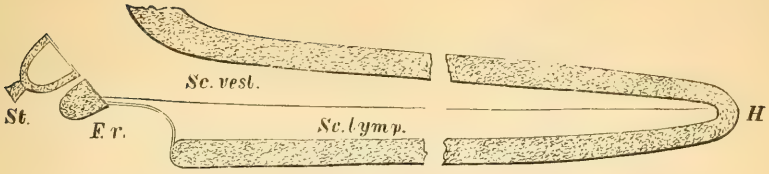
und die Säugethiere in der Regel nicht in Betracht. Dagegen ist die Leitung durch die Kopfknochen ein sehr werthvolles diagnostisches Zeichen zur Unterscheidung derjenigen Schwerhörigkeit resp. Taubheit, welche von Erkrankung des schallleitenden Apparats (mittleres Ohr) herrührt, von derjenigen, welche auf Erkrankung des Labyrinths und der nervösen Theile beruht: nur im ersten Fall wird vermöge der Knochenleitung eine an die Kopfknochen angedrückte Uhr gehört werden.

Das normale Ohr nimmt den Ton einer angeschlagenen Stimmgabel länger durch die Luft als durch die Kopfknochen wahr, wie Rinne's Versuch zeigt: Setzt man die angeschlagene Gabel auf den Kopf und wartet, bis der Ton derselben nicht mehr wahrgenommen wird, so hört man den Ton sofort wieder, sobald man die Gabel der Ohröffnung nähert; am deutlichsten ist die Erscheinung bei tiefen Tönen z. B. c. Wird jedoch der Ton längere Zeit vom Warzenfortsatz (Kopfknochen) wahrgenommen, als vor dem Ohre, so handelt es sich vorwiegend um eine Störung des schallzuleitenden Apparats.

Inneres Ohr. Bei jeder Einwärtsbewegung des Trommelfells treibt der Steigbügel, dessen Fussplatte in die Membran des ovalen Fensters eingelassen ist, diese mit grosser Kraft einwärts (S. 480). Nun bildet das Labyrinth eine ganz geschlossene Knochenkapsel, nur an zwei Stellen hat sie gegen die Paukenhöhle zu einen Membranverschluss, nämlich an dem ovalen Fenster und nicht weit davon entfernt am runden Fenster, der sog. Membrana tympani secundaria. Das häutige Labyrinth, in dem die Endapparate des Hörnerven sich ausbreiten, erfüllt die Höhle des knöchernen Labyrinths nur zum kleinen Theil, der übrige Raum wird von der sog. Perilymphe erfüllt, einer sehr wässrigen Flüssigkeit, die nur 2 pCt. feste Stoffe (Salze, etwas Eiweiss und Schleim) enthält.

Das knöcherne Labyrinth besteht aus den halbzirkelförmigen Canälen und der Schnecke; in den mittleren weiten Raum zwischen beiden, den Vorhof oder das Vestibulum führt das ovale Fenster. Die halbzirkelförmigen Canäle, an denen man einen horizontalen und zwei verticale (einen sagittalen und einen frontalen) unterscheidet, liegen in drei nahezu senkrecht gegen einander gestellten Ebenen; an ihrem Ursprunge zeigen sie eine flaschenförmige Erweiterung, die Ampulle. Die knöcherne Schnecke besteht aus $2^1/_2$ Windungen; am Anfang des Schneckencanals liegt das runde Fenster. Das häutige Labyrinth zerfällt in zwei scharf gesonderte Theile; der eine vordere besteht aus dem häutigen Schneckencanal und dem Sacculus, der andere aus den Bogengängen und dem Utriculus. Die im Vestibulum gelegenen Sacculus und Utriculus communiciren mittels des häutigen Aquaeductus vestibuli, der das Felsenbein durchsetzt. Vom Sacculus geht der Canalis reuniens zum häutigen Schneckencanal. Die Windungen der knöchernen Schnecke werden durch die Lamina spiralis in eine obere, Scala vestibuli, und eine untere Abtheilung, Scala tympani, geschieden. Denkt man sich die Schnecke in eine Ebene abgewickelt und dann der Länge nach senkrecht auf die Lam. spiralis durchschnitten, so erhält man das Bild der Fig. 52 (die

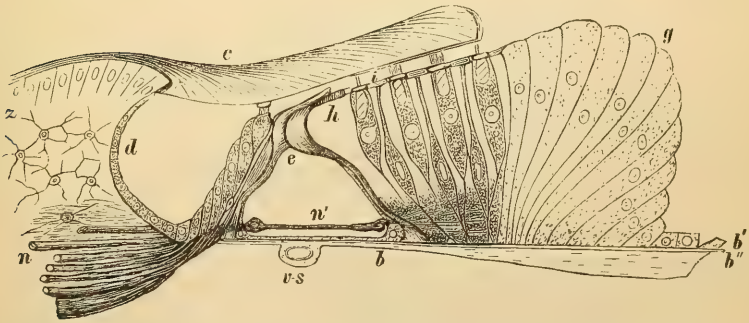
Fig. 52.



Längsschnitt durch die abgewickelte Schnecke.

Schnecke ist, wie das Abbrechen in der Mitte andeuten soll, in der Länge verkürzt). Durch die mit weiter Mündung beginnende Vorhofstreppe (Sc. vest.) kann man in die Paukentreppe (Sc. tymp.) nur an der Spitze der Schnecke, dem Helicotrema (H), gelangen; im übrigen schliesst die Lam. spiralis die Scalen völlig von einander ab und legt sich auch dem Ende der Paukentreppe, am runden Fenster (F. r.) abschliessend, vor. Die Lamina spiralis zerfällt in einen knöchernen Theil, der von der Axe der Schnecke, dem Modiolus, seinen Ausgang nimmt und in einen häutigen, als Membrana basilaris (Fig. 53, b) bezeichneten, der die Fortsetzung des knöchernen bildet und sich an die Peripherie des knöchernen Schneckencanals ansetzt. Diese Membran bildet die untere Wand des im Querschnitt dreieckigen häutigen Schneckencanals, des Ductus cochlearis. Die äussere Wand desselben bildet der zu einem Band entwickelte Streifen des Periosts, das Lig. spirale,

Fig. 53.



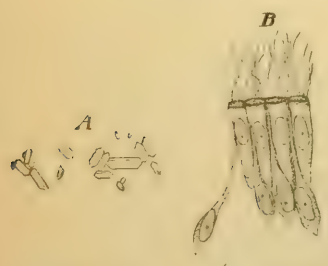
Durchschnitt durch den Nervenendapparat der Schnecke. Nach Hensen.

welches zugleich die Basilarmembran nach aussen befestigt, die obere Wand die sehr feine Reissner'sche Membran. Die der Schneckenaxe zugekehrte Spitze des dreieckigen Querschnittes ist unregelmässig gestaltet; eine schmale knorplige Leiste, der Huschke'sche Zahn (z), springt in's Innere vor, dem Rande der knöchernen Lam. spiralis aufliegend. Von der Wurzel des Canals an wächst die etwa 3—5 Ctm. lange Basilarmembran nach oben hin schnell in die Breite, sodass sie oben fast 12mal so breit ist, als unten. Sie besteht aus drei Lagen: dem

häutigen Schneckencanal zugekehrt eine Basalmembran (b_I), darunter liegt bei Säugern und Vögeln eine einfache Lage drehrunder Fasern oder Saiten (b_{II}), welche ohne Theilung jede für sich nach dem Lig. spirale hin verlaufen und in eine glashelle Schicht eingebettet sind. Auf dieser Basilarmembran ruht der Nervenendapparat auf; er wird durch zwei relativ starre Pfeiler getragen, den äusseren und inneren Pfeiler, die oben gelenkig mit einander verbunden die Corti'schen Bögen (e), im Ganzen 3—4000 an Zahl, bilden. Dem oberen Verbindungsstücke der Bögen schliesst sich eine gefensterte Platte an, der aussen die Stützzellen (g) anliegen. Zwischen den Bögen und den Stützzellen sieht man 3—4 cylindrische Zellen (h), die auf ihrer Oberfläche eine Reihe kurzer Stäbchen oder Härchen tragen, die sog. Corti'schen Zellen, welche sich nach unten zu einem varicösen Faden verschmächtigen. Die Stücke der gefensterten Membran hängen mit, zwischen den Corti'schen Zellen gelegenen langgestreckten dünnen, nur in der Mitte sich verbreiternden Zellen, den sog. Deiters'schen Haarzellen (i) zusammen. Ueber dem ganzen Apparat ruht, getragen von den Stäbchen der Corti'schen Zellen, die Corti'sche Membran, Membrana tectoria (c); dieses auf den Huschke'schen Zähnen (z) befestigte Cuticulargebilde ragt frei in den Schneckencanal hinein. Nervenfasern (n) von dem sehr starken Zweig des Hörnerven, dem N. cochleae, treten durch regelmässig gestellte Spalten der knöchernen Lam. spir. ein; sie bilden Plexus, verlieren dann ihr Mark (n_I). Ihr Zusammenhang mit den Stäbchenzellen darf wohl als sicher gelten.

Das häutige Labyrinth ist mit einer dünnen Flüssigkeit erfüllt, der Endolymphe, die neben Salzen nur wenig Schleim enthalten soll. Im Vorhof finden sich die Otolithen, die Hörsteinchen (Fig. 54, A), welche überwiegend aus octaëdrischen Krystallen oder sechsseitigen Tafeln von kohlensaurem Kalk bestehen, die von einem zarten Häutchen (Schleim?) umschlossen sind. An den Lagerungsstellen der Otolithen im Utriculus und Sacculus trägt jede Epithelzelle der häutigen Wandung ein feines kurzes Härchen; der Otolith wird von diesen Härchen getragen, sodass er, von ihnen gehalten, in der Endolymphe schwebt; zu diesen Haarzellen treten ebenfalls feine marklose Nervenfasern. In den halbzirkelförmigen Canälen sind Nervenendigungen nur nachgewiesen für die Ampullen, deren häutige Wand eine hervorragende Leiste (crista acustica) bildet; hier sind die Epithelzellen verdickt und tragen auf ihrer Oberfläche je ein mit verdickter Basis entspringendes feines langes starres Haar, nicht selten mehrere Haare, die sog. Hörhaare; sie heissen deshalb auch Haarzellen (Fig. 54, B). In dem unter dem Epithel gelegenen Bindegewebe verbreitet sich ein starker Zweig des Hörnerven, der N. vestibuli, dessen feinste Endästchen höchst wahrscheinlich mit den Haarzellen in Verbindung treten.

Fig. 54.



A. Otolithen vom Pferd. B. Epithel der Crista acustica mit Hörhaaren vom Kaninchen.

Schallleitung durch das innere Ohr. Bei jeder Schwingung des Trommelfells stösst, wie oben entwickelt (S. 480), die Fussplatte des Steigbügels mit grosser Kraft gegen die Perilymphe. Da nun in

der Perilymphe die Dimensionen der ganzen Masse verschwindend klein gegen die Länge der Schallwellen sind und die Wände des umschliessenden Felsenbeins beim Mensch. den Säugern und den Vögeln diesen geringen Druckkräften gegenüber als absolut fest anzusehen sind, so geschieht aus denselben Gründen. die bei den Gehörknöchelchen zur Sprache kamen, die Ausbreitung des Stosses so gut wie augenblicklich. Als incompressible und der Schallschwingungen unfähige Flüssigkeit wird die Perilymphe von der Steigbügelplatte fortgeschoben werden, sobald in dem Labyrinth ein Platz zum Ausweichen vorhanden ist. Solche Orte sind einmal der Aquaeductus vestibuli; indem hier Flüssigkeit eintritt, wird sie an den Otolithen vorbeistreichen und die Säcke in Bewegung bringen; dabei werden nach v. Helmholtz wohl Wirbelbewegungen in den halbzirkelförmigen Canälen entstehen. Ferner wird der Perilymphe durch den Aquaeductus cochleae, einen engen Gang in der Paukentreppe dicht vor dem runden Fenster (Fig. 52. F. r.; S. 485), ein Ausgang offen gehalten; dieser Gang mündet neben der Fossa jugularis und communicirt hier mit dem, zwischen Dura und Pia gelegenen, mit Cerebrospinalflüssigkeit erfüllten Raum. Es wird also jeder Druck im Labyrinth sich gegen die Cerebrospinalflüssigkeit allmälig ausgleichen. Endlich kann die Lymphe gegen die Paukenhöhle zu durch Ausbuchtung des runden Fensters ausweichen. Dass ein erheblicher Theil des Stosses sich auf letzterem Wege ausgleicht, ist nach Mach's Untersuchungen zweifellos. Es bildet also das runde Fenster dem ovalen gegenüber gewissermassen eine Gegenöffnung. Die vom ovalen Fenster ausgehende Wasserwelle muss, vom Vorhof in die Schnecke eintretend, in dieser, da der Vorhof von der Paukentreppe durch die Spirallamelle getrennt ist, die Vorhofstreppe entlang bis zur Spitze, dem Helicotrema, fortlaufen; auf diesem Wege erschüttert sie die häutigen Membranen des Ductus cochlearis und damit die darin gelegenen Endapparate des Schneckennerven und setzt sich dann durch die Paukentreppe fort, die Perilymphe gegen das runde Fenster hindrängend. Es fragt sich nun, wie durch Erschütterung des häutigen Schneckencanals die Tonempfindungen zu Stande kommen.

Gehörsempfindungen.

Bekanntlich rufen regelmässige periodische Schwingungen eines elastischen Körpers von einer gewissen Geschwindigkeit, durch Schallleitung unserem Ohr zugeführt, die Empfindung eines Tons hervor, unregelmässige aperiodische Schwingungen die Empfindung eines Geräusches. An dem Ton unterscheiden wir die Stärke oder Intensität, welche um so grösser ist, je stärker die Ausbiegungen, die Schwingungsamplitude der Schallwellen ist, und die Tonhöhe, welche um so grösser ist, je grösser die Anzahl der Schwingungen in der Zeiteinheit.

Töne, deren Schwingungszahl im Verhältniss von 1 : 2 steht, nennt man Octaven, und zwar diese die höhere, jene die tiefere Octave. Solche Octaven

machen auf unser Ohr den Eindruck grosser Aehnlichkeit, weil der zweite Ton im ersten schon unmittelbar enthalten ist und ausserordentlich leicht aus ihm entstehen kann; es braucht nur die Saite, die den Ton gibt, statt in der ganzen, in der halben Länge zu schwingen (ein Vorgang, der bei den Obertönen in Betracht kommt), dann hören wir die nächst höhere Octave. Man unterscheidet in der Musik 7 Octaven, deren Schwingungszahlen sich wie 1 : 2 : 4 : 8 : 16 : 32 : 64 verhalten; man bezeichnet sie in derselben Reihenfolge als Contraoctave ($C_,$), grosse Octave (C), ungestrichene Octave (c), ein- ($c_,$), zwei- ($c_{,,}$), drei- ($c_{,,,}$) und viergestrichene Octave ($c_{,,,,}$). Das Verhältniss der Schwingungszahlen zweier Töne bezeichnet man als ihr Intervall. Innerhalb jeder Octave werden durch die Tonleiter noch 7 Töne unterschieden, nämlich:

	Grundton	Sekund	Terz	Quart	Quint	Sext	Septime	Octave
	C	D	E	F	G	A	H	$C_,$
deren Schwingungszahl sich verhält wie	1	$^9/_8$	$^5/_4$	$^4/_3$	$^3/_2$	$^5/_3$	$^{15}/_8$	2,
oder wie	8	9	10	$10^2/_3$	12	$13^1/_3$	15	16

Der tiefste wahrnehmbare Ton musikalischen Charakters ist nach v. Helmholtz ein solcher von 32 Schwingungen in der Sec. ($C_,$), der höchste in der Musik gebräuchliche $h_{,,,}$ von 3960 Schwingungen. Savart und Despretz wollten zwar noch Töne von 24000 bis 38000 Schwingungen unterscheiden; dem gegenüber hebt v. Helmholtz hervor, dass über die 7. Octave ($c_{,,,}$ mit 4224 Schwingungen in der Sec.) hinaus die Töne ihren angenehmen musikalischen Charakter verlieren und dass darüber hinaus auch die Bestimmung der Tonhöhe immer unsicherer wird. Um zu begreifen, wie unser Ohr eine so grosse Reihe von Tönen (zwischen 32 und 3960 Schwingungen in der Sec.) wahrzunehmen vermag, müssen wir zu den schon besprochenen anatomischen Einrichtungen des im häutigen Schneckencanal gelegenen Corti'schen Organs zurückkehren.

Theorie der Tonempfindungen. Hensen hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass die Membrana basilaris (Fig. 53, b) der abgestimmte Theil sein dürfte, da ihr eigenthümlicher Bau und ihre continuirliche Verbreiterung vom Anfang bis zum Ende des Schneckencanals die Annahme nahe legt, dass die einzelnen, den Saiten entsprechenden drehrunden Fasern der Basilarmembran eine von den hohen bis zu den tiefen Tönen hinunter continuirlich fortgehende Abstimmung hätten. v. Helmholtz hat diese Annahme zu einer Theorie ausgebildet, die wir hier nur in den Grundzügen betrachten können. Danach wäre der Nervenendapparat der Schnecke, das Corti'sche Organ, der Claviatur eines Claviers zu vergleichen; und zwar sei die Basilarmembran als eine Aneinanderreihung gespannter Saiten zu betrachten, deren jeder einzelnen ein bestimmter Eigenton zukommt und von denen einzelne unabhängig vom Ganzen in Mitschwingungen versetzt werden, wenn ihr Eigenton angeschlagen wird. Die Corti'schen Bögen nehmen von der Basis der Schnecke bis zur Spitze an Höhe ab und an Breite zu, ebenso verbreitert sich die Basilarmembran von unten nach oben. Man stellt sich nun vor, dass die auf der

Basilarmembran aufstehenden Corti'schen Bögen einen Einfluss auf die Eigenschwingung der Membran haben, dass sie durch Form, Grösse und Spannweite ihrer Bögen den Eigenton verändern, den Schwingungen einen Widerstand entgegensetzen, also als Dämpfer wirken. Es schwingt nach dieser Vorstellung auf einen bestimmten Ton niemals die ganze Basilarmembran, sondern immer nur ein bestimmter Abschnitt derselben mit, und dadurch wird es verständlich, dass unser Ohr die Fähigkeit besitzt, eine so grosse Reihe von Tönen zu unterscheiden. Da die drehrunden Fasern der Basilarmembran von der Basis bis zur Spitze der Schnecke an Länge zunehmen und ceteris paribus (d. h. bei gleicher Dicke und Spannung) die Tonhöhe zweier Saiten sich umgekehrt wie ihre Längen zu einander verhalten, so waren die hohen Töne in den unteren, die tiefen in den oberen Theil des Schneckencanals zu verlegen; und diese Hypothese hat durch B. Baginsky ihre experimentelle Grundlage erhalten. Wenn nun aber die Basilarmembran oder bestimmte Abschnitte derselben in Mitschwingungen gerathen, so würden die aufsitzenden Theile, die Stäbchen- und Härchenzellen, auf- und abwärts bewegt werden, die an den Huschke'schen Zähnen haftende Deckmembran (Fig. 53, c) würde dagegen, insofern sie nach Hensen's Darstellung den Stäbchen der Corti'schen Zellen aufruht, je nachdem von den Stäbchen in die Höhe getrieben und losgelassen werden. Indem nun die mit Stäbchen versehenen Corti'schen Zellen (h) gegen die starre Substanz der Deckmembran anstossen, werden die Zellen und dadurch die mit jeder einzelnen dieser Zellen in Verbindung stehende Faser des Hörnerven mechanisch erschüttert.

Die Anzahl der Corti'schen Zellen und Bögen entspricht etwa der Zahl der Töne, die wir zu unterscheiden vermögen. An jede Stäbchenzelle, also an jeden mitschwingenden Apparat tritt eine Faser des Hörnerven heran. Beim Erklingen eines bestimmten Tons wird daher niemals der ganze Hörnerv in Erregung versetzt, sondern nur eine Anzahl von Fasern, die zu den in Erschütterung versetzten Stäbchenzellen gehen. Das Hören verschiedener Töne besteht also in nichts Anderem als in einer Erregung verschiedener Fasern des Hörnerven. Die Vermittlung verschiedener Tonempfindungen durch verschiedene Nervenfasern ist analog dem, was für den Geschmack und Geruch postulirt worden ist und was wir bei den Farbenempfindungen noch kennen lernen werden. Die Erregung dieser Hörnervenfasern hat ebenso wenig wie die anderer Sinnesnerven etwas Specifisches. So kann auch durch Druck oder Zerrung des Hörnerven, durch galvanische Reizung des Hörnerven (Anbringen der Kathode in den Gehörgang) während der Dauer des Stroms eine Tonempfindung hervorgerufen werden. Auch der Vorgang der Leitung im Nervenstamm ist durchaus der nämliche, wie bei allen anderen Nerven: er erfolgt nach dem Gesetz der isolirten Leitung (S. 372) ausschliesslich in der Bahn der erregten Nervenfasern bis hinauf nach dem Centrum. Vielmehr ist es die Verbindung der Acusticus mit dem Centrum im Gehirn, wodurch seine Erregung in eine Gehörsempfindung umgesetzt

wird. Dieses Hörcentrum, oder besser die Hörsphäre, liegt beim Hunde in der Rinde des Schläfenlappens (S. 420. 422). Wird die Rinde beider Schläfenlappen (Fig. 43, B) exstirpirt, so ist der Hund vollkommen taub („rindentaub"). Rein centrale Erregung dieses Hörcentrums, wie sie nicht selten im Traum oder im Fieberzustand oder bei Hirnkrankheiten statthat, ohne dass ein Schall von aussen einwirkt, führt gleichfalls zu subjectiven Gehörsempfindungen, sog. Gehörshallucinationen, die bei krankhafter Reizbarkeit des Gehirns z. B. bei Geisteskranken häufig auch im wachen Zustand sich einstellen.

Gehör der Thiere. Aus der Uebereinstimmung im Bau des Gehörorgans sämmtlicher Säugethiere — nur das äussere Ohr zeigt eine sehr verschiedene Ausbildung (S. 477) — lässt sich folgern, dass auch die Thiere, gleich wie der Mensch, mannigfache Gehörseindrücke erhalten und dass diese ihnen zum Bewusstsein, zur Wahrnehmung gelangen. Das Spitzen der Ohren und das Benehmen der Thiere, sobald nur das leiseste Geräusch erfolgt, deutet darauf hin, dass sie auch die Richtung und Entfernung der Schallquelle zu beurtheilen mögen. Pferde besitzen meist ein sehr feines Gehör, das leiseste Geräusch weckt sie aus dem Schlaf; bei Hunden ist die Hörschärfe individuell verschieden. Im Allgemeinen scheint es, als ob Pflanzenfresser ein feineres Gehör besitzen als Fleischfresser.

Klangfarbe. Es ist bekannt, dass der Ton verschiedener Instrumente (z. B. Violine und Clarinette) und der menschlichen Stimme sich bei gleicher Tonhöhe und Stärke in sehr eigenthümlicher Weise durch die Klangfarbe, das Timbre unterscheidet. Diese Eigenthümlichkeit besteht nach v. Helmholtz darin (S. 357), dass mit jedem Ton der Instrumente und unserer Stimme, dem sog. Grundton, immer eine wechselnde Zahl von bestimmten höheren Tönen, sog. Obertönen oder Partialtönen mitklingen, deren Schwingungszahl zu der des Grundtons in dem einfachen Verhältniss der Zahlenreihe steht.

Eine an ihren beiden Enden ausgespannte Saite geräth beim Anschlagen in ihrer ganzen Länge in Schwingungen, dadurch entsteht ein Ton von einer gewissen Höhe und Stärke, der sog. Grundton. Ausserdem theilt sich die Saite in zwei Hälften, von denen jede für sich schwingt, also in der Zeiteinheit die doppelte Anzahl von Schwingungen macht; dadurch entsteht die Octave des Grundtons oder der erste Oberton. Theilt sich die Saite in 3 Theile, deren jede ihre Schwingungen für sich ausführt, also in der gleichen Zeit dreimal so viel Schwingungen ausführt, als die ganze Saite, so entsteht der zweite Oberton u. s. f. Indem so die Theilung der Saite in 4, 5, 6 u. s. w. Theile fortschreitet und jeder dieser Theile seine eigenen Schwingungen ausführt, entstehen eine ganze Reihe von Obertönen. Dass eine gespannte Saite ausser in ihrer ganzen Länge auch noch in Theilen ihrer Länge schwingt, davon kann man sich am Monochord durch passend aufgesetzte leichte Gegenstände (Papierschnitzel, sog. Reiterchen) überzeugen. Die Stärke dieser Obertöne nimmt von den tiefsten zu den höchsten ab, so dass bei letzteren der Grundton vorwiegt; aber diese Obertöne geben dem Grundton einen eigenthümlichen Charakter, die Klangfarbe. Je geübter das Ohr

des Beobachters ist, um so höhere Obertöne vermag es zu unterscheiden. Mittels der Resonatoren kann indess auch das ungeübte Ohr diese Partialtöne auffassen (S. 364).

Klangempfindung. Ebenso wie die Töne der musikalischen Instrumente nicht einfache Töne, sondern vielmehr zusammengesetzte Töne, Klänge sind, ist, wie v. Helmholtz durch die künstliche Synthese der Vocale streng bewiesen (S. 364), die charakteristische Klangfarbe der menschlichen Stimme durch die wechselnde Zahl und Stärke der Obertöne bedingt, welche neben dem Grundton mitklingen. So sind z. B. die dumpfen Vocale U und O nicht so reich an Obertönen als die helleren Vocale A, E und I. Die Combination eines Grundtons und eines zu ihm passenden Obertons kann nun in der Weise stattfinden, dass beide zu gleicher Zeit anheben, sodass für je zwei Schwingungen des Obertons die Anfänge seiner Wellenberge und derer des Grundtons genau zusammenfallen, oder aber es können die Wellenberge und Wellenthäler des Obertons so gegen die des Grundtons verschoben sein, dass der Wellenberg des Obertons immer um ein Stück später anfängt, als der des Grundtons, dass also zwischen Grundton und Oberton eine Phasendifferenz besteht. Wie v. Helmholtz nun gezeigt hat, bleibt auch bei einer solchen Verschiebung des Obertons gegen den Grundton, also bei einer Phasendifferenz beider nichts desto weniger der Klang beider Töne ein und derselbe. Aus dieser wichtigen Erfahrung ergibt sich, dass das Ohr die verschiedene Gestalt der Schallwellen in ihre einfachen Bestandtheile zerlegt. Die Empfindung des Klanges besteht also darin, dass zu der Erregung einer bestimmten Nervenfasser, die durch den Grundton erzeugt wird, mehr oder weniger eine schwächere Erregung anderer Fasern des zur häutigen Schnecke tretenden Hörnervenastes hinzutritt, deren Enden durch die neben dem Grundton erklingenden Obertöne erregt werden. Jede Nervenfaser sendet nun ihre Erregung isolirt zu der Hörsphäre der Hirnrinde, und hier, wo die Umsetzung der Erregungen in Tonempfindungen erfolgt, werden die einzelnen Empfindungen zu einer gemeinsamen, zu der Wahrnehmung des Klanges wieder vereinigt.

Aus der Lehre von den Partialtönen hat v. Helmholtz eine weitere Eigenschaft der Klänge abzuleiten versucht. Jedermann weiss, dass es gewisse Zusammenklänge gibt, die für unsere Gehörsempfindung angenehm sind, sog. Consonanzen, während es andere gibt, welche uns mehr oder weniger unerträglich sind: Dissonanzen. Werden zwei nahezu consonirende Töne zugleich angeschlagen, so hört man keinen ganz gleichmässigen Abfluss des Tons; es treten sog. „Schwebungen“ des Tons auf, Stösse, hervorgebracht durch Interferenz der Schallwellen, die entsteht, wenn Wellenberge der einen Schallwelle abwechselnd mit Wellenbergen und mit Wellenthälern der anderen zusammenfallen. Diese Schwebungen werden bei einer Dissonanz immer seltener; ist ihre Zahl geringer als 30—40 in der Secunde, so werden sie nicht mehr als Töne empfunden, sondern die Stösse erzeugen den Eindruck eines Geräusches. Dieses Geräusch mischt

sich in den gleichzeitig erklingenden Ton und macht diesen dissonirend. Die Obertöne consonirender Töne erzeugen keine schwebenden Töne, wohl aber die der Dissonanzen. Man gelangt so zu der Ueberzeugung, dass die Dissonanzen von den Consonanzen durch eine gewisse Ungleichmässigkeit in dem Abfluss der Sinnesempfindung ausgezeichnet sind. In der Musik handelt es sich häufig um das Zusammenklingen mehrerer Töne mit einander, den Accord. Auch hier kommt es wesentlich darauf an, dass die Töne mit einander keine Schwebungen erzeugen; wenn je zwei Töne mit einander consonant sind, so ist auch der Accord aller zusammen ein consonanter; so ist der bekannte Dreiklang C E G ein wohlklingender Accord. Es giebt Töne, welche ausserordentlich arm an Obertönen sind und daher in der Musik nur zu einer beschränkten Anwendung kommen, z. B. die Flötentöne; sie haben deshalb eine geringere Ergiebigkeit im Vergleich mit den Tönen der Zungenpfeifen, in denen eine grosse Menge von Obertönen enthalten sind, welche das angenehme Gefühl der Harmonie erzeugen.

Bedeutung der Ampullen und Bogengänge. Die durch den Steigbügelstoss erregte Wellenbewegung der Perilymphe erschüttert mechanisch die steifen langen Haare der Epithelzellen der Ampullen (S. 486) und versetzt dadurch die mit den Epithelien zusammenhängenden Nervenendigungen in Erregung. Noch stärker wird die Erregung ausfallen, wenn die von den Haarzellen getragenen Otolithen des Vestibulum (S. 486) durch die Wasserwellen in Schwingungen gerathen. Hier haben wir es offenbar nicht mit abgestimmten Theilen, wie in der Basilarmembran des häutigen Schneckencanals zu thun: vielmehr stellen die Hörhärchen der Crista acustica und die Otolithensäcke wahrscheinlich den Geräuschapparat vor. Ein solcher Apparat würde Geräusche d. h. unregelmässige aperiodische Schwingungen, Toneinsätze, plötzliche Schwellungen des Tons (Schwebungen, Stösse) bis zu einer gewissen Häufigkeit anzeigen, dagegen durch periodische Schwingungen kaum erregt werden.

In den häutigen Bogengängen finden sich, von den Ampullen abgesehen, keine Endigungen des Hörnerven; es scheinen auch die Bogengänge mit dem Hören an sich nichts zu thun zu haben.

Dagegen treten nach der Entdeckung von Flourens (1828), die seitdem vielfach bestätigt worden ist, nach Verletzung der Bogengänge eigenthümliche schüttelnde drehende und pendelnde Kopfbewegungen auf. Zerstört man Tauben die Bogengänge beiderseits, so tragen sie nach Goltz einige Zeit danach den Kopf verdreht und zwar Anfangs nur schief, unter Umständen aber so, dass der Schnabel vertical nach oben gerichtet ist, daneben zeigen sie Zwangsbewegungen (Reitbahngang nach der einen oder anderen Seite). Aehnliche Erscheinungen von Zwangsbewegungen (Verdrehungen der Augen, Wälzen um die Längsaxe) beobachtet man bei Kaninchen und Fröschen. Man hat gemeint, dass die Bogengänge die peripheren Organe eines sechsten Sinnes, des sog. statischen oder Gleichgewichtsinnes sind, und dass diese Gleichgewichtsempfindungen durch die drei Dimensionen (horizontal, frontal, sagittal), in denen die Bogengänge liegen, vermittelt werden. Zerstörung des Hörnerven auf einer oder beiden Seiten hat derartige Erscheinungen nicht zur Folge. Dagegen ist unter dem Namen der „Menière'schen Krankheit" wiederholt ein Symptomcomplex von Taubheit, Schwindel-

gefühlen und Zwangsbewegungen beschrieben worden; in diesen Fällen hat man nur ein einziges Mal bei der Section eine Erkrankung des Labyrinthes nachweisen können. Indess können weder jene Versuche noch diese pathologische Erfahrung über die Function der Bogengänge etwas Sicheres aussagen, weil, wie die Versuche von Böttcher an Tauben und von Baginsky auch an Kaninchen darthun, eine Verletzung der Bogengänge fast unmöglich ist ohne gleichzeitigen Angriff der denselben benachbarten Hirnpartien (seitliche Theile des Kleinhirns resp. des verlängerten Marks), deren isolirte Verletzung gleiche oder mindestens sehr ähnliche Zwangsbewegungen zur Folge hat (S. 423).

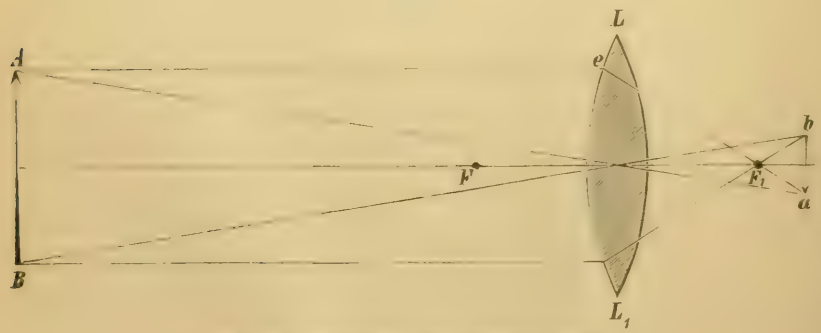
Der Gesichtssinn.

Licht ist der allgemeinste Ausdruck für diejenige Bewegung des den ganzen Weltraum erfüllenden und durchdringenden unwägbaren elastischen Stoffes, des sog. Aether, welche in das Auge der Thiere gelangend in deren Gehirn eine specifische Empfindung, die Lichtempfindung hervorruft.

Das Licht wird durch transverselle Schwingungen des Aethers von ausserordentlicher Schnelligkeit erzeugt. Die Lichtwellen pflanzen sich mit ungeheurer Geschwindigkeit und (im Gegensatz zu den Schallwellen) auch durch das Vacuum fort, sie durcheilen in der Secunde etwa 42000 geographische Meilen. Die Lichtstärke nimmt ebenso wie die Schallstärke im umgekehrten Verhältniss des Quadrats der Entfernung ab, d. h. in der doppelten Entfernung ist sie 4mal, in der dreifachen 9mal geringer u. s. f. Man unterscheidet die Körper in *selbstleuchtende*, wie die Sonne und die Fixsterne, und *nichtleuchtende*, also solche, welche selbst keine Lichtquelle vorstellen, denen vielmehr das Licht zugeleitet, mitgetheilt worden ist. Die leuchtenden Körper kann man sich zusammengesetzt denken aus einer unendlichen Zahl leuchtender Punkte, und von jedem dieser leuchtenden Punkte pflanzt sich das Licht in Bahnen fort, welche gradlinig bis in's Unendliche fortschreiten, die *Lichtstrahlen*. Treffen diese auf feste Körper, so sind drei Fälle möglich: entweder die Lichtstrahlen werden von dem Körper mehr oder weniger vollständig aufgenommen, ausgelöscht, *absorbirt*, oder sie werden von ihm zurückgeworfen, *reflectirt*, oder sie gehen durch ihn hindurch. Wenn ein Körper die auftreffenden Lichtstrahlen absorbirt, so erscheint er uns dunkel, *schwarz*. Bei weitem die Mehrzahl der Körper absorbirt nur einen Theil der auf sie fallenden Lichtstrahlen und wirft die übrigen zurück, und wenn einige dieser Strahlen in unser Auge fallen, werden uns jene Körper sichtbar. Die dichten Körper, besonders die blank polirten Metalle, werfen das Licht am vollkommensten zurück. Je weniger dicht, lockerer und unebener die Körper sind, desto weniger Licht werfen sie zurück. Insbesondere tragen Unebenheiten der Oberfläche dazu bei, dass sehr viel Licht absorbirt, wenig reflectirt wird. Körper, welche die Lichtstrahlen durchlassen, ohne sie wesentlich zu absorbiren oder zu reflectiren, nennt man *durchsichtig* (Luft, Glas, Wasser), und solche, welche nur einen Theil des Lichts durchlassen, das übrige aber auslöschen, *durchscheinend*.

Körper, welche die Lichtstrahlen möglichst vollständig und regelmässig zurückwerfen, wie blank polirte Metalle oder (mit einem Amalgam von Zinn und Quecksilber) belegtes Glas, heissen Spiegel. Für die Reflexion des Lichts gilt das Gesetz, dass der Einfallswinkel, d. h. der Winkel, welchen die auf den Spiegel treffenden Lichtstrahlen mit dem Einfallsloth bilden, gleich ist dem Reflexionswinkel. Unregelmässige Reflexion der Lichtstrahlen nach allen Seiten bezeichnet man als Zerstreuung des Lichtes. Die Bahn der Lichtstrahlen ist nur so lange vollkommen gradlinig, als die Fortbewegung des Lichtes in einer gleichartigen Materie erfolgt. Trifft ein Lichtstrahl aber auf eine durchsichtige Materie von grösserer oder geringerer Dichte, so erleidet er eine Richtungsänderung, er wird gebrochen, und zwar wird er nach dem Snell' (Descartes')schen Gesetz derart abgelenkt, dass der Sinus des Einfallswinkels zum Sinus des Brechungswinkels stets in einem constanten Verhältniss steht, welches von der substanziellen Natur der resp. Materie abhängt. Die Zahl, welche angibt, wie vielmal grösser der Sinus des Einfallswinkels ist beim Uebergang aus Luft in eine bestimmte Substanz als der Sinus des Brechungswinkels, wird der Brechungsexponent genannt. Die Luft = 1 gesetzt, ist der Brechungsexponent des Wassers etwa 1,34, der des Glases 1,6. Ist der Einfallswinkel = 0, d. h. trifft ein Strahl die brechende Fläche senkrecht, so setzt er ohne Ablenkung seinen Weg fort. Geht ein Lichtstrahl durch einen Körper, der nur geringe Dicke und parallele Flächen hat (Fensterscheibe, Uhrglas und die diesem vergleichbare Hornhaut des Auges), so erleidet er eine kaum merkliche Ablenkung, er wird höchstens sich selbst parallel um ein Geringes verschoben. Sind aber die brechenden Flächen eines Körpers sphärisch gekrümmt, wie bei den Glaslinsen, so haben wir zu unterscheiden zwischen solchen Linsen, deren Convexität, und solchen, deren Concavität den Lichtstrahlen zugewendet ist; die ersteren bezeichnet man als Convex- oder Sammellinsen, die letzteren als Concav- oder Zerstreuungslinsen. Für die Sammellinsen gilt das Gesetz, dass alle durch den (geometrischen) Mittelpunkt derselben gehenden sog Hauptstrahlen unverändert bleiben, alle der optischen Axe parallel auffallenden Strahlen so gebrochen werden, dass sie sich jenseits der Linse in deren Brennpunkt oder Focus vereinigen. Zieht man daher (Fig. 55) von einem leuchtenden Punkt A einen Hauptstrahl und einen parallel auffallenden Strahl Ae, so liegt der entsprechende Bildpunkt hinter der Linse LL_1 im Schnitt-

Fig. 55.



Gang der Lichtstrahlen durch eine Sammellinse

punkt a des Hauptstrahles mit dem nach dem Brennpunkt F_1 gebrochenen und darüber hinaus verlängerten Strahl. Was für einen leuchtenden Punkt gilt, ist in gleicher Weise der Fall für alle leuchtenden Punkte eines Objectes. Man hat also nur nöthig, von den äussersten Punkten des Objectes je einen Hauptstrahl und einen zur Linsenaxe parallelen Strahl zu ziehen, um den Ort und die Grösse der zugehörigen Bildpunkte, also auch des ganzen Objectes zu finden. Für die Verhältnisse des Auges interessirt uns besonders der Fall, wo das leuchtende Object in unendlicher Entfernung gelegen ist; hier werden die parallel auffallenden Strahlen sämmtlich hinter der Linse in ihrem Brennpunkt vereinigt, und ferner der Fall (Fig. 55), wo das Object näher, in endliche Entfernung rückt, die aber grösser ist als die doppelte Brennweite der Linse. Hier wird von dem Object AB hinter der Linse LL_1, aber näher der Linse, als das Object vor der Linse sich befindet, ein kleineres umgekehrtes Bild b a entstehen. Reell oder physisch heisst das Bild, wenn die Strahlen in ihrer wirklichen Verlaufsrichtung den Vereinigungspunkt, den Bildpunkt erreichen (wie in Fig. 55); virtuell dagegen, wenn der Bildpunkt nicht von den Strahlen selbst, sondern nur durch Rückwärtsverlängerung derselben erreicht werden kann. Das erstere lässt sich, da es reell ist, an seinem Vereinigungsorte auf einen Schirm (matte Glasfläche) auffangen, nicht aber das virtuelle.

Das Auge gleicht in der Einrichtung und Wirkung seines optischen Apparats vollkommen der Camera obscura, der Dunkelkammer des Photographen. Wie in dieser die vordere Convexlinse von einem vor ihr befindlichen Object im Hintergrunde der Kammer auf eine matte Glastafel oder auf die lichtempfindliche photographische Platte ein verkleinertes verkehrtes Bild entwirft, so entwirft das, anstatt einer einfachen Linse, im Auge vorhandene System brechender Flächen auf der Netzhaut ein verkleinertes und verkehrtes Bild des vor dem Auge befindlichen Objectes. Man kann sich hiervon auf das Schlagendste so überzeugen, dass man das durchscheinende Auge eines weissen (Albino-) Kaninchens möglichst rein ausschält und frei aufhängt; man erblickt dann das von in passender Entfernung befindlichen leuchtenden Objecten z. B. dem Fensterkreuz oder einer Lichtflamme auf der Netzhaut entworfene, verkleinerte und umgekehrte Bild durch die übrigen Augenhäute durchscheinen.

Dioptrik des Auges.

Die brechenden Medien und Flächen des Auges. Von den Lichtstrahlen, welche auf die durchsichtige Hornhaut treffen, wird ein Theil schon von der sie überziehenden Thränenschicht und der Hornhaut selbst theils reflectirt, theils unregelmässig zerstreut, theils absorbirt; der Rest erleidet, da er aus Luft in ein stärker brechendes Medium eintritt, eine Ablenkung von seiner gradlinigen Bahn, durchsetzt die Hornhaut und gelangt an der Hinterfläche der Hornhaut in den die vordere Augenkammer erfüllenden humor aqueus.

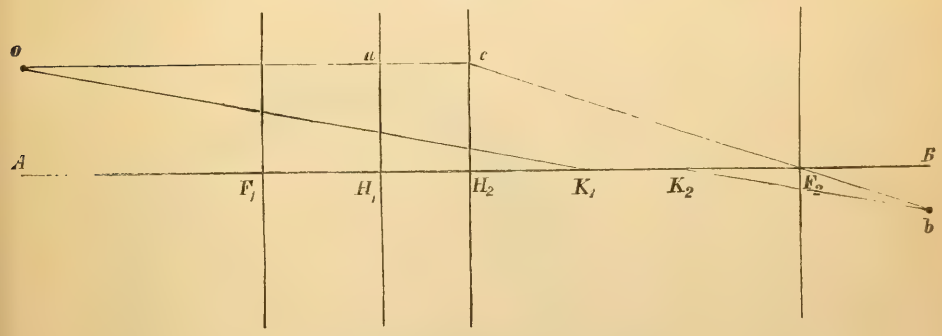
Diesen durchsetzend gelangen die Lichtstrahlen weiter an die vordere gekrümmte Linsenfläche, durch die Linse hindurch, treten in den Glaskörper ein und gelangen endlich an die Netzhaut; es kommen also fünf brechende Medien: Thränenschicht, Hornhaut, Humor aqueus, Linse und Glaskörper, und vier brechende Flächen: vordere und hintere Hornhaut-, vordere und hintere Linsenfläche in Betracht. Danach erscheint es auf den ersten Blick unendlich schwer, den Gang der Lichtstrahlen im Auge zu ermitteln. Allein die Schwierigkeiten vereinfachen sich sehr wesentlich. Einmal besitzen die Thränenschicht vor der Hornhaut, die Hornhaut selbst und der an ihre Hinterfläche grenzende und die vordere Augenkammer erfüllende Humor aqueus fast genau dasselbe Brechungsvermögen (nach v. Helmholtz beträgt der Brechungsexponent aller dieser Medien, den der Luft = 1 gesetzt, $^{103}/_{77}$ oder 1,34, ist also gleich dem des Wassers); für den Gang der Lichtstrahlen von der Hornhaut bis zur Linse können wir uns daher statt der genannten drei Medien ein einziges vom Brechungsvermögen 1,34 und der Krümmung der Hornhaut substituiren. Auf dieses Medium folgt ein noch stärker brechendes, die Krystalllinse, und dann ein Mittel, dessen Brechungsvermögen wiederum dem der wässrigen Feuchtigkeit gleichkommt, der Glaskörper. Wir hätten demnach nur drei brechende Medien: Hornhaut, Krystalllinse und Glaskörper, und drei brechende Flächen: vordere Hornhaut-, vordere und hintere Linsenfläche. Da nun ferner die optischen Axen der brechenden Flächen sämmtlich auf ein und derselben geraden Linie gelegen sind, der sog. optischen Augenaxe, welche vom Scheitel der Hornhaut durch die Mitte des Auges geht und, wie wir später sehen werden, die Netzhaut etwas nach oben und innen (nasalwärts) von dem sog. gelben Fleck, der Stelle des deutlichsten Sehens, trifft, so haben wir im Auge ein centrirtes optisches System, dessen optische Axe mit der Augenaxe zusammenfällt. Die Linse besteht aus concentrischen Schichten, deren Brechungsvermögen von den äusseren Schichten bis zum Mittelpunkt, dem Linsenkern, continuirlich zunimmt; Listing und v. Helmholtz haben nun berechnet, dass zufolge dieser ihrer Eigenschaften das totale Brechungsvermögen sogar noch grösser ist als das ihres dichtesten Theils, des Linsenkerns; das totale Brechungsvermögen der Linse beträgt (im Verhältniss zu Luft = 1) $^{16}/_{11}$ oder 1,46. Kennt man so die Brechungsexponenten, so bedarf es nur noch der Feststellung der Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen (Hornhaut, Linse) und ihres Abstandes von einander auf der Augenaxe, um an einem solchen vereinfachten Auge, das man auch als schematisches Auge bezeichnet, den Gang der Lichtstrahlen zu berechnen, wie dies zuerst Listing ausgeführt hat. Die Abstände der brechenden Flächen von einander sind von Brücke an Durchschnitten gefrorener Augen, die Krümmungshalbmesser von v. Helmholtz nach einer später zu betrachtenden Methode (S. 503) ermittelt und im Wesentlichen den von Listing berechneten gleich gefunden worden. Danach beträgt:

der Krümmungshalbmesser der Cornea . . . . . 8 Mm.

der Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche 10 Mm.
» » » hinteren » 6 »
Abstand vom Scheitel der Hornhaut:
der vorderen Linsenfläche 3,7 Mm.
» hinteren » 7,5 »
» Netzhaut » 22,8 »

Nun hat der Mathematiker Gauss gezeigt, dass für sphärische und centrirte Systeme, gleichviel welches ihre Zahl und ihre Krümmung sei, sich unter allen Umständen sechs Cardinalpunkte auffinden lassen, mit deren Hilfe man sehr leicht den Gang der Lichtstrahlen durch ein solches System bestimmen kann, vorausgesetzt, dass man die Krümmungsradien und das Brechungsvermögen der sphärischen Flächen, sowie ihren gegenseitigen Abstand auf der optischen oder Drehungsaxe des Systems kennt. Zu diesen Cardinalpunkten gehören zunächst die beiden Brennpunkte F_1 und F_2; Ebenen, welche senkrecht auf die optische Axe des Systems durch die Brennpunkte gehen, heissen die Brennebenen. Zwischen den Brennpunkten liegen die beiden Hauptpunkte H_1 und H_2; die senkrecht auf die Drehungsaxe des Systems durch die Hauptpunkte gelegten Ebenen heissen die Hauptebenen. Zwischen H_2 und F_2 befinden sich die beiden Knotenpunkte, K_1 und K_2. Der Abstand der beiden Hauptpunkte H_1 und H_2 ist gleich dem der beiden Knotenpunkte K_1 und K_2, ferner ist der Abstand von F_1 zu H_1 gleich dem von F_2 zu K_2. Die beiden Hauptebenen entsprechen den

Fig. 56.



Gang der Lichtstrahlen durch ein centrirtes System.

brechenden Flächen und die Knotenpunkte den Krümmungsmittelpunkten jener. Die durch F_1 gelegte Ebene befindet sich in einem anderen brechenden Medium als die durch F_2 gelegte. Strahlen, welche im ersten Medium parallel auftreffen, werden sämmtlich im 2. Brennpunkt F_2 vereinigt; umgekehrt werden Strahlen, welche im ersten Medium durch F_1 gehen, nach der Brechung parallel der Axe. Die Knotenpunkte sind dadurch charakterisirt, dass ein Strahl, welcher im ersten Medium nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, nach der Brechung, sich selbst parallel, durch den zweiten Knotenpunkt zieht, so dass er nur um den Abstand der Knotenpunkte von einander sich selbst parallel verschoben ist. Mit Hilfe

dieser Gesetze lässt sich der Gang der Lichtstrahlen durch ein centrirtes System, wie in Fig. 56, leicht construiren. Ist o der Objectpunkt, so wird der Strahl oac nach F_2 gebrochen, Strahl oK_1 geht in der Richtung K_2b, oK_1 parallel, weiter; wo beide Strahlen sich schneiden, in b liegt der zu o gehörige Bildpunkt. Die ganze Betrachtung gilt indess nur, wenn die Winkel, welche dabei in Betracht kommen, klein sind.

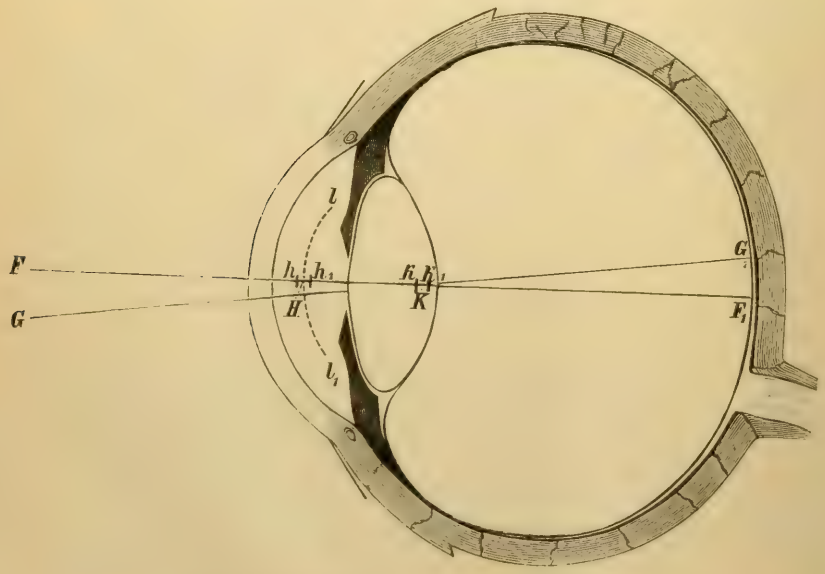
Die Uebertragung der Gauss'schen Entwicklungen auf das centrirte System der drei sphärischen brechenden Flächen des Auges hat Listing und dann v. Helmholtz ausgeführt. Nach des Letzteren Bestimmungen haben die Cardinalpunkte dieses sog. schematischen oder mittleren Auges (Fig. 57) auf der Augenaxe — diese über den Scheitel der Cornea nach vorn verlängert gedacht — folgende Lage zu einander. Es liegt

der erste Brennpunkt	F	13,6	Mm.	vor	der	Hornhaut,
„ zweite „	F_1	22,5	„	hinter	„	„
„ erste Hauptpunkt	h	1,7	„	„	„	„
„ zweite „	h_1	2,0	„	„	„	„
„ erste Knotenpunkt	k	6,9	„	„	„	„
„ zweite „	k_1	7,2	„	„	„	„

Es stehen demnach sowohl die Hauptpunkte wie die Knotenpunkte im schematischen Auge nur um 0,3—0,4 Mm. auseinander; man kann daher ohne grossen Fehler die beiden Hauptpunkte h und h_1 in einen Hauptpunkt H und ebenso die beiden Knotenpunkte k und k_1 in einen Knotenpunkt K zusammenfallen lassen. Dadurch vereinfacht sich die Berechnung noch mehr.

Das ganze System der brechenden Flächen im Auge lässt sich

Fig. 57.



Schema des schematischen und reducirten Auges.

(Fig. 57) auf eine brechende Fläche ll_1 mit einem Knotenpunkt K zurückführen. Es ist dies Listing's reducirtes Auge, in welchem das ganze brechende System reducirt ist auf eine Kugelfläche ll_1 von 10 Mm. Durchmesser, deren Mittelpunkt in K und deren Scheitelpunkt in H liegt; H liegt 1,9 Mm. und K 7 Mm. hinter der vorderen Hornhautfläche$_1$ bez. K 0,5 Mm. vor der hinteren Linsenfläche.

Beim Pferde beträgt nach Matthiessen und Berlin

der Krümmungshalbmesser der Hornhaut	19,8 Mm.
„ „ „ vorderen Linsenfläche	17,3 „
„ „ „ hinteren „	11,3 „

ferner der Abstand vom Scheitel der Hornhaut:

der vorderen Linsenfläche	7 Mm.
„ hinteren „	20,2 „
„ Netzhaut	44,1 „

Das Pferdeauge lässt sich auf eine Kugelfläche von 20 Mm. Durchmesser reduciren, deren Scheitelpunkt 7 Mm. hinter der Hornhaut und deren Mittelpunkt 3,2 Mm. vor der hinteren Linsenfläche gelegen ist; die Netzhautknotenpunktdistanz hat J. Hirschberg zu 27 Mm. ermittelt.

Bei Wiederkäuern (Rind, Schaf, Hirsch) lässt sich das Auge nach Matthiessen auf eine Kugelfläche reduciren, deren Scheitelpunkt dicht hinter der vorderen Linsenfläche und deren Mittelpunkt etwas hinter die Mitte des Linsenkerns gelegen ist; bei den Carnivoren (Hund, Fuchs, Löwe) nähert sich das Brechungsvermögen der Augen den beim Menschen erörterten Verhältnissen.

Will man für einen bestimmten Objectpunkt den zugehörigen Bildpunkt im Auge finden, so braucht man nur von dem Objectpunkt G (Fig. 57) eine gerade Linie durch den Knotenpunkt K zu ziehen; wo diese die Netzhaut trifft, in G_1 ist der Bildpunkt gelegen. Eine solche Linie, welche von dem leuchtenden Punkt durch den Knotenpunkt zieht, heisst Richtungslinie oder Sehstrahl, und der vereinigte Knotenpunkt K: der Kreuzungspunkt der Richtstrahlen; der Winkel, den die von den äussersten Punkten des Objects ausgehenden Richtungsstrahlen mit einander bilden, heisst der Sehwinkel.

Bedeutung der Chorioidea und Iris. Für weit entfernte leuchtende Objecte befindet sich die Netzhaut des Auges in einem solchen Abstand von der Hornhaut, dass bei der Form der brechenden Flächen und dem Brechungsvermögen der Augenmedien ein deutliches Bild auf der Netzhaut zu Stande kommt. Nun haben wir schon früher gesehen (S. 495), dass von einem unendlich weit entfernten Gegenstand eine sphärisch gekrümmte Fläche, auf welche wir nach dem Vorhergehenden die gekrümmten brechenden Flächen des Auges reduciren können, ein hinter der brechenden Fläche und unweit des Brennpunktes gelegenes, umgekehrtes und verkleinertes reelles Bild entwirft. Ein solches wird in der That auch auf der Netzhaut entworfen, wie die directe Beobachtung an dem ausgeschnittenen durchscheinenden Auge eines weissen Kaninchens lehrt (S. 495). Hierbei spielen aber noch zwei Momente eine wesentliche Rolle: die Chorioidea und deren Fortsetzung nach vorn, die Iris. Die Chorioidea

ist auf ihrer, der Netzhaut zugewandten Fläche mit einer Mosaik polygonaler schwarzer Pigmentzellen besetzt, denen diese Haut ihre schwarze Färbung verdankt. Fällt nun durch die vordere Oeffnung der Iris, die Pupille oder das Sehloch, Licht in das Augeninnere, so würden, wäre der Augenhintergrund hell, von diesem die Lichtstrahlen zurückgeworfen und unregelmässig zerstreut werden, wir würden so gleichsam geblendet und die entstehenden Bilder würden undeutlich werden. Der schwarze Augenhintergrund absorbirt die grösste Menge des einfallenden Lichtes und beugt so den erwähnten Sehstörungen vor. Zum gleichen Zwecke wird bekanntlich das Innere unserer optischen Instrumente und photographischen Apparate (Fernrohr, Mikroskop, Camera obscura) geschwärzt. Auch die Iris zeigt eine Pigmentschicht, doch bei verschiedenen Individuen bald in geringerer, bald in grösserer Menge, daher sie bald heller, bald dunkler gefärbt erscheint. In den blauen Augen hat sie nur an ihrer Rückseite eine dünne Schicht schwarzen Pigments, das durch das übrige farblose Irisgewebe bläulich oder grau durchschimmert. Ist die Pigmentirung sehr stark entwickelt, so erscheint die Iris tief dunkelbraun. Dazwischen liegen je nach dem Pigmentgehalt eine grosse Anzahl von Farbennuancen. Bei den Albinos (Kakerlaken), die sowohl unter den Menschen wie Thieren (weisse Kaninchen) vorkommen und bei denen das Pigment, wie am übrigen Körper (Haut und Haare), so auch im Auge fehlt, erscheint die Iris röthlich, die Pupille intensiv roth; mangels Absorption der einfallenden Lichtstrahlen durch den Augenhintergrund werden diese Individuen vom Tageslicht geblendet und suchen durch Zusammenkneifen der Lider die in's Auge einfallende Lichtmenge möglichst herabzusetzen Die Iris dient dem Auge ferner als Blende. Ist nämlich die Krümmung einer Linse oder einer einfach sphärischen Fläche von der Mitte bis zum Rand sehr stark, so werden die parallel auffallenden Strahlen nicht alle in demselben Punkt, dem Brennpunkt, vereinigt, vielmehr liegt der Vereinigungspunkt der Randstrahlen viel näher, als derjenige der centralen Strahlen: es werden so die Strahlen, statt in einem Brennpunkt vereinigt, in eine Reihe auf der optischen Axe hinter einander gelegener Brennpunkte zerlegt. Die Entfernung des der Linse nächsten Brennpunktes von dem ihr fernsten bezeichnet man als Brennlinie, Diacaustik. Infolge davon werden die Bilder undeutlich; es schneidet das Bild des Objects nicht scharf ab, sondern setzt sich nach den Seiten mit verwaschenen Rändern fort. Man bezeichnet diesen Uebelstand als sphärische Aberration, die man nach v. Helmholtz, weil sie auch einfarbigen Lichtstrahlen zukommt, auch als monochromatische bezeichnet. Wie in den optischen Instrumenten diesem Uebelstand die sog. Blende entgegenwirkt, nämlich ein geschwärzter und passend eingefügter Ring, der nur den centralen Strahlen den Durchgang gestattet, so ist dies im Auge mit der Iris der Fall. Die von der Peripherie der Hornhaut auf die Iris auffallenden Strahlen werden von ihr reflectirt und zerstreut und nur den axialen Strahlen der Eintritt durch die Pupille in die Linse gestattet. Vor allen

übrigen Blenden, wie wir sie in optischen Instrumenten anbringen, hat die Iris den eminenten und künstlich nicht nachzuahmenden Vorzug, dass sie, von der Abblendung der Randstrahlen abgesehen, noch die Menge des einfallenden Lichts je nach Bedürfniss mit Hilfe ihres Ringmuskels (Sphincter pupillae) regulirt. Im Dunkeln hat die Pupille maximale Weite; jedesmal nun, wenn die Thiere in das Licht sehen, verengt sich die Pupille und zwar proportional der Stärke der einfallenden Lichtstrahlen, sodass beim Sehen in helles Sonnenlicht das Sehloch nur etwa die Grösse eines Stecknadelkopfes hat. Der hierbei stattfindende Mechanismus und die Innervation ist uns bereits bekannt (S. 422). Nachtthiere (Eule, Uhu) haben sehr weite Pupillen; in der Dunkelheit sehen sie daher gut, vom Tageslicht werden sie geblendet, sie scheuen deshalb das Licht. Das Sehloch ist beim Mensch, Hund, Kaninchen u. A. kreisrund, bei Wiederkäuern, ferner bei Einhufern (Pferd, Esel) und Dickhäutern (Schwein, Eber) queroval und wird bei Verengerung der Pupille zu einem queren Spalt; bei den Katzenthieren bildet die Pupille ein senkrechtes Oval, das bei grellem Licht zu einem senkrechten Spalt wird.

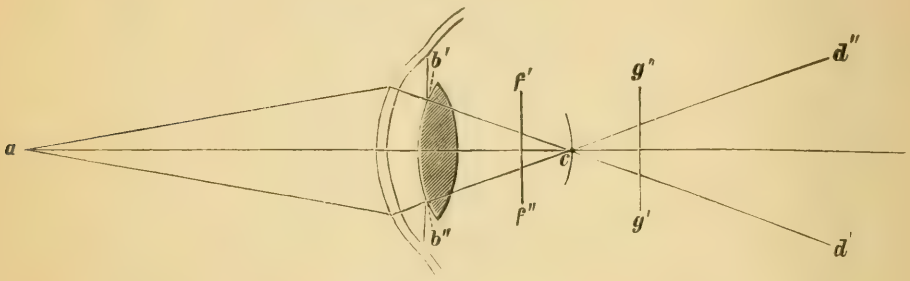
Uebertrifft das Auge der Thiere die Camera obscura, mit der es passend verglichen wird, schon durch die ganz vorzügliche Art seiner Blendvorrichtung, so hat es vor jener auch noch darin einen zweiten Vorzug, dass der Hintergrund des Auges, auf dem das Bild entworfen wird, nicht wie bei der Camera die Form einer platten Scheibe, sondern die eines Hohlkugelsegments hat. Das Bild, das eine sphärische Linse von einer ebenen Fläche entwirft, ist halbkuglig gekrümmt, daher erscheinen uns Bilder von einiger Flächenausdehnung auf der Platte der Camera an den Seitentheilen undeutlich und verwaschen, wenn der centrale Theil scharf erscheint, und umgekehrt. Im ersteren Fall liegt der Ort des deutlichen Bildes von den mehr peripheren oder Seitentheilen vor der Platte, im anderen Fall von den mittleren Theiles des Bildes. Aus demselben Grund zeigt das Bild in der Camera die Seitentheile der Objecte nicht in geraden Linien, sondern in mehr oder weniger gebogenen Linien und daher verzerrt. Der Augenhintergrund der Thiere besitzt aber die Form einer Hohlkugel, daher sich auf der ungefähr kugelförmigen Fläche alle Punkte der Objecte scharf abbilden, gewissermassen also der Augenhintergrund für alle Punkte des Gesichtsfeldes gleich gut eingestellt ist.

Wir haben bisher für das ideale Auge der Thiere nur den Fall betrachtet, dass parallel auffallende, also aus unendlicher Entfernung herkommende Strahlen genau auf der Netzhaut vereinigt werden. Nun besitzt aber unser Auge, wie die einfache Erfahrung zeigt, die Fähigkeit in Nähe und Ferne zu sehen. Die Einrichtung des Auges sich für die Nähe und Entfernung so anzupassen, dass allemal ein deutliches Bild auf der Netzhaut entsteht, heisst Accommodation oder Adaptation.

Zerstreuungsbilder. Die Netzhaut befindet sich in einem solchen Abstande von der Hornhaut und der Linse, dass bei der

Form der brechenden Flächen und dem Brechungsvermögen der Augenmedien von weit entfernten leuchtenden Objecten ein deutliches, verkleinertes und umgekehrtes reelles Bild auf der Netzhaut entworfen wird. Nehmen wir an, der leuchtende Punkt a befände sich in endlicher Entfernung von unserem schematischem Auge (Fig. 58), es

Fig. 58.



Sehen in Zerstreuungskreisen.

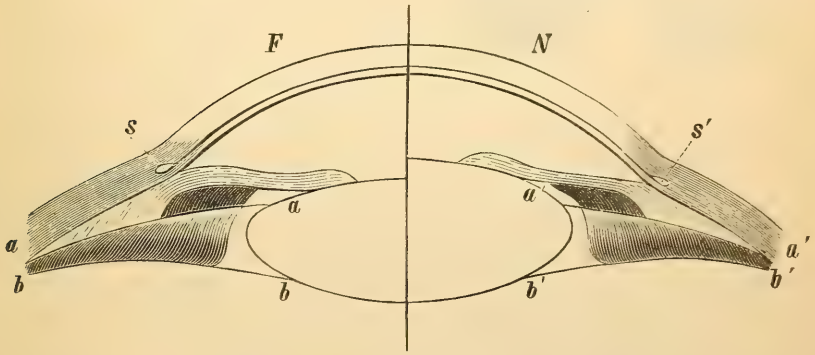
fielen also die Strahlen nicht parallel, sondern divergent auf das Auge auf, so werden sie durch die Brechung zwar convergent gemacht, aber nicht so stark, dass sie in einem Punkte der Netzhaut vereinigt werden, vielmehr liegt dieser ideale Bildpunkt c hinter der Netzhaut, die wir uns in f, f„ vorzustellen haben, es wird also die Netzhaut in einer dem kreisförmigen Durchschnitt des Strahlenkegels, dessen Basis die Pupille, entsprechenden Kreisfläche getroffen werden, die man als Zerstreuungkreis bezeichnet. Entwirft man von einer leuchtenden Flamme mit Hilfe einer Sammellinse auf einem Papierschirm oder einer matten Scheibe, die man in passender Entfernung hinter der Linse aufstellt, ein scharfes Bild, und man nähert dann die Flamme der Linse, so erhält man statt des scharf umschriebenen Flammenbildes eine weniger hell erleuchtete Kreisfläche. Wenn alle Punkte eines leuchtenden Objectes auf der Netzhaut Zerstreuungskreise geben, so werden die Umrisse undeutlich und verschwommen. Daraus geht hervor, dass, wenn wir in einem gewissen Abstand vom Auge einen Gegenstand deutlich sehen, ein anderer, der sich näher oder ferner von ersterem befindet, gleichzeitig undeutlich erscheint, oder mit anderen Worten: in verschiedenen Abständen vom Auge befindliche Gegenstände können nicht gleichzeitig deutlich gesehen werden.

Von einem in endlicher Entfernung befindlichen leuchtenden Punkte werden die divergent durch die Pupille einfallenden Strahlen nicht auf der Netzhaut, sondern erst hinter derselben vereinigt. Da nun aber das Auge der Thiere die Fähigkeit besitzt, auch in der Nähe deutlich zu sehen, so muss eine Vorrichtung gegeben sein, wodurch die beim Sehen in der Nähe divergent auffallenden Strahlen so stark

gebrochen werden, dass sie genau auf der Netzhaut zur Vereinigung gelangen.

Accommodation. Die wesentlichste Veränderung, die in dem Auge beim Uebergang vom Fernsehen zum Nahesehen statthat, ist. von der auf Mitbewegung beruhenden Verengerung der Pupille (S. 427) abgesehen, nach den Untersuchungen von Cramer und v. Helmholtz die, dass die vordere Fläche der Krystalllinse viel stärker convex wird und nach der Cornea zu vorrückt, den ihr aufliegenden Pupillarrand der Iris gleichfalls nach vorn drängend. Die hintere Fläche der Linse wird nur wenig stärker gekrümmt und bleibt fast unverändert an ihrem Ort. Es verdickt sich also die Krystalllinse und nähert sich der Hornhaut. Diese Veränderung führt uns der schematische Durchschnitt (Fig. 59) vor. dessen linke Hälfte F für die Ferne eingestellt ist und dessen rechte Hälfte N für die Nähe accommodirt.

Fig. 59.



Ruhendes und accommodirendes Auge nach v. Helmholtz.

Cramer und v. Helmholtz haben den Vorgang bei der Accommodation aus der Beobachtung der Purkinje-Sanson'schen Bildchen abgeleitet. Im Finstern seitlich auf ein beobachtetes Auge blickend, das von der anderen Seite her durch eine Kerzenflamme erleuchtet ist, sieht man auf demselben drei Bildchen, welche von ungleicher Richtung und Lichtstärke sind. Nun kann man den Krümmungshalbmesser einer das Licht reflectirenden Kugelfläche aus der scheinbaren Grösse, die das darin gespiegelte Bild eines Objects von bekannten Dimensionen hat, bestimmen. v. Helmholtz hat diese Spiegelbildchen mittels des Ophthalmometers gemessen. Dieses besteht aus einer plangeschliffenen Glasplatte, welche in zwei gleiche Stücke getheilt und so vor dem Objectiv eines auf kurze Distanzen einstellbaren Fernrohrs angebracht ist, dass das eine vor der oberen, das andere vor der unteren Hälfte des Objectivs steht. Diese beiden Stücke sind zugleich in einen Mechanismus gefügt, mittels dessen sie um gleiche Winkel gegen einander gedreht werden können derart, dass die optische Axe des Fernrohrs stets

den Neigungswinkel beider Platten gegen einander halbirt. Stehen beide Platten senkrecht zur Axe des Fernrohrs, sodass die eine die Fortsetzung der anderen bildet, so sieht man von einem vor ihm gelegenen leuchtenden Punkte nur ein Bild. Sobald man die Platten in Winkelstellung zu einander bringt, zerfällt das Bild in zwei, die um so weiter auseinander rücken, je kleiner der Neigungswinkel der Platte ist. Neigt man die Platten soweit, dass der untere Rand des einen Bildes sich mit dem oberen Rand des andern genau berührt, so kann man aus dem direct ablesbaren Drehungswinkel und unter Berücksichtigung der Dicke und des Brechungsexponenten der Glasplatten die Grösse des Bildes direct berechnen. Die Bildchen selbst anlangend, sieht man (Fig. 60) erstens ein helles aufrechtes Bild a, das Spiegelbild der Kerzenflamme von der Hornhaut. Das zweite ebenfalls aufrechte, aber lichtschwächere Bild b wird von der vorderen Linsenfläche entworfen „vorderes Linsenbild" und ist, weil der Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche grösser als der der Hornhaut ist (S. 497), grösser als das auf letzterer selbst gespiegelte; da ein Theil des Lichts bereits von der Hornhaut reflectirt ist, so erscheint das zweite Bildchen von geringerer Lichtstärke als das erste. Endlich kann man bei starker Beleuchtung und scharfer Beobachtung noch ein drittes kleineres, im Verhältniss zu den beiden anderen verkehrtes Bildchen c wahrnehmen (Flammenspitze unten, Flammenbasis oben); das Bild ist umgekehrt, weil es von der hinteren concaven Linsenfläche, also von einem Hohlspiegel entworfen wird „hinteres Linsenbild" und kleiner, weil die hintere Linsenfläche stärker gekrümmt ist, als die Hornhaut und vordere Linsenfläche; endlich ist seine Intensität etwas grösser als die des zweiten Bildchens, jedoch schwächer als die des ersten. Aus der Grösse dieser Bildchen hat v. Helmholtz bereits die Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen bestimmt; ebenso bestimmt man jetzt auch die Entfernung der Scheitelpunkte der brechenden Medien vom Hornhautscheitel am lebenden Auge mittels das Ophthalmometers. Es ist nun klar, dass, wofern bei der Accommodation die Hornhaut oder die Linsenkrümmung eine Veränderung erfahren oder ihren Ort im Auge wechseln werden, sich eine jede Gestalts- oder Ortsveränderung in der Grösse, Lichtstärke und dem Abstande der Bildchen von einander wird documentiren müssen. Es zeigt sich nun bei der Beobachtung der Sanson'schen Bildchen, dass bei der Accommodation das erste von der Cornea gespiegelte Bildchen a durchaus unverändert bleibt; daraus ist zu schliessen, dass die Hornhaut bei der Accommodation keine Veränderung erleidet. Das vordere Linsenbild b_1 wird bei der Accommodation kleiner, aber in demselben Maasse schärfer, nähert sich dem ersten Bildchen und erweist sich so von einem der Hornhaut näheren und stärker convexen Spiegel entworfen. Das hintere Linsenbild c_1 zeigt eine minimale Verkleinerung, wobei es gleichfalls noch ein wenig an Intensität zunimmt. Auf diese Weise hat v. Helmholtz die Grösse dieser Veränderungen ermittelt, die hier tabellarisch zusammengestellt folgen:

Fig. 60.

Purkinje-Sanson'sche Bildchen beim Fern- Nahesehen.

	Für die Ferne ∞	Für die Nähe (ca. 150 Mm.)
Krümmungshalbmesser der Cornea	8 Mm.	8 Mm.
„ „ vorderen Linsenfläche	10 „	6 „
„ „ hinteren „	6 „	5,5 „
Vom Scheitel der Cornea Abstand:		
der vorderen Linsenfläche	3,7 Mm.	3,3 Mm.
„ hinteren „	7,5 „	7,6 „
Dicke der Linse	3,8 „	4,3 „

Dass übrigens die Hornhaut bei der Accommodation unbetheiligt ist, hat bereits Young (1801) bewiesen. Befestigte er ein sechsseitiges Kästchen „Orthoscop", dessen obere und hintere Fläche offen und dessen vordere durch eine Glasplatte verschlossen ist, mit der hinteren Fläche wasserdicht vor dem Auge und füllte dasselbe mit lauwarmem Wasser, so konnte er (durch Correction mittels der nämlichen Sammellinse) sowohl entfernte als nahe Gegenstände deutlich erkennen. Da das Wasser vor und der Humor aqueus hinter der Hornhaut gleiches Brechungsvermögen besitzen (S. 496), so ist der brechende Einfluss der Hornhaut in beiden Fällen beseitigt. Würde die Accommodation auf einer stärkeren Krümmung und infolge dessen stärkeren Brechung der Hornhaut beruhen, so müssten beim Sehen unter Wasser, wo jene Brechung ausgeschaltet ist, gleichviel welches die Krümmung der Hornhaut, nahe Gegenstände undeutlich werden, was eben nicht der Fall ist. Blickt man unter Wasser seitlich auf das Auge eines Individuums, das abwechselnd in die Ferne und Nähe sieht, so kann man ein Hervorwölben des Pupillarrandes im accommodirenden Auge beobachten.

Mechanismus der Accommodation. Die Linse selbst besitzt keine Contractilität, ihre Formveränderung kann daher nur eine passive sein. Die Linse ist von ihrer aus einer structurlosen Membran bestehenden Kapsel fest umschlossen. Es setzt sich nun an die hintere Fläche der Linsenkapsel an und verschmilzt mit ihr die homogene durchsichtige und elastische Glashaut (die Membrana hyaloidea oder Hülle des Glaskörpers), während sich zwischen sie und den Ciliartheil der Netzhaut noch eine andere Membran einschiebt, die Zonula Zinii (Lig. suspensorium lentis), die von Manchen als vorderes Blatt der Glashaut aufgefasst wird; der spaltenförmige Raum zwischen Zonula und Glashaut heisst Petit'scher Canal. Die Zonula folgt den halskrausenartigen Faltungen der Chorioidea (Proc. ciliares), springt dann von den Falten auf die Vorderfläche der Linsenkapsel über, um mit dieser längs einer der Ciliarfaltung entsprechenden wellig gekrümmten Linie zu verwachsen. Zwischen den Proc. ciliares der Chorioidea und den vorderen Faltenrändern der Zonula liegt der Ciliartheil der Netzhaut, welcher von der Ora serrata ab nur noch bindegewebig und mit Chorioidea und Zonula fester verklebt ist. Es entspringt nun von dem elastischen Gewebe am Hornhautfalz in der Nähe des Schlemm'schen Canals (Fig. 59, s und s_1) ein Muskel, der Tensor chorioideae oder M. ciliaris, auch nach seinem Entdecker

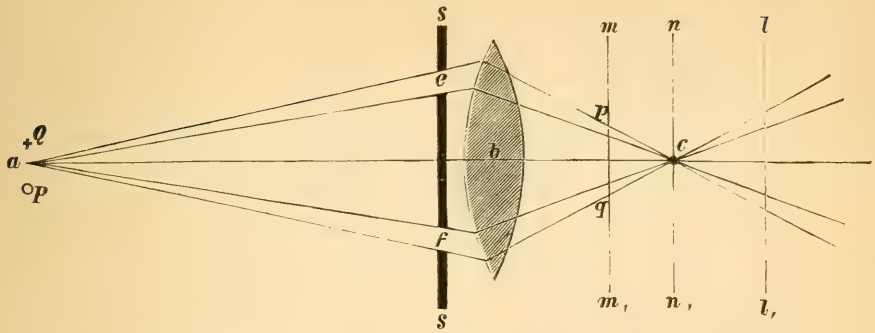
der Brücke'sche Muskel genannt, und verläuft von hier aus mit seinen radiär gerichteten glatten Faserzellen nach dem freien Rand der Chorioidea da, wo diese in die Proc. ciliares übergeht. v. Helmholtz stellt sich nun vor, dass im lebenden ruhenden Auge durch eine in der Zonula vorhandene radiale Spannung der Linsenrand in der Richtung nach hinten und aussen gezogen und so von vorn nach hinten entsprechend abgeplattet erhalten wird. Wenn nun die freien Faserenden des Brücke'schen Muskels gegen ihr Punctum fixum am Hornhautrand hingezogen werden, so wird die Chorioidea nach vorn gezogen, die Ora serrata etwas dem Hornhautrand genähert, und damit wird die radiale Spannung der Zonula nachlassen. Nunmehr kann sich die Linse ihrer natürlichen Form nähern, d. h. dicker werden, und zwar beträgt die Dicke der Linse im accommodirenden Auge des Menschen fast um $^1/_7$ mehr als im ruhenden Auge. In der That konnten sich Hensen und Völckers von der Richtigkeit der accommodativen Verschiebung der Chorioidea nach vorn am Auge vom Hund, Affen und von der Katze überzeugen. Ferner fanden sie, dass der Brücke'sche Muskel vom Gangl. ciliare aus innervirt wird, und zwar von Fasern, welche diesem Ganglion durch die dem Oculomotorius entstammende motorische Wurzel zugeführt werden; Lähmung des Oculomotorius ist daher auch mit Accommodationslähmung verbunden (S. 430, 431).

Abgesehen von dieser Verschiebung der Chorioidea nach vorn, verengt sich jedesmal, wenn nahe gesehen werden soll, die Pupille und zwar in beiden Augen zugleich; einer grösseren Nähe des Gegenstandes entspricht eine grössere Enge der Pupillen, es werden dadurch die Randstrahlen noch stärker, als dies sonst der Fall ist, abgeblendet. Dass indess die Pupillenverengerung für die Accommodation nicht wesentlich ist, ergiebt sich daraus, dass selbst bei mangelnder Pupille das Accommodationsvermögen erhalten ist. Die Thatsache, dass die Pupille sich beim Nahesehen verengt und dass die Accommodation für die Nähe mit einem subjectiven Gefühl der Anstrengung verbunden ist, zeigt, dass die Accommodation des Auges für die Nähe stattfindet. Das ruhende Auge ist für die grösste Entfernung eingestellt.

Der Accommodationsapparat wird, in gleicher Weise wie die Innervation der Iris (S. 449), durch Atropin vorübergehend gelähmt (Einstellung des Auges für die Ferne bei erweiterter Pupille), durch Eserin oder Physostigmin (Alkaloid der Calabarbohne) in einen Krampfzustand versetzt (Einstellung des Auges für die Nähe bei verengter Pupille).

Fernpunkt und Nahepunkt des Auges. Wird ein Gegenstand dem Auge näher und näher gerückt, so gibt es eine Grenze, über die hinaus wir ihn nicht deutlich und scharf zu sehen vermögen. Dieser Punkt heisst der Nahepunkt des Auges; er ist 5 Zoll (15 Ctm.) vom Auge entfernt. Eine Vorrichtung zur Bestimmung des Nahepunktes nennt man Optometer. Das einfachste Optometer beruht auf dem sog. Pater Scheiner'schen Versuch. Stösst man in ein

Fig. 61.



Scheiner's Versuch.

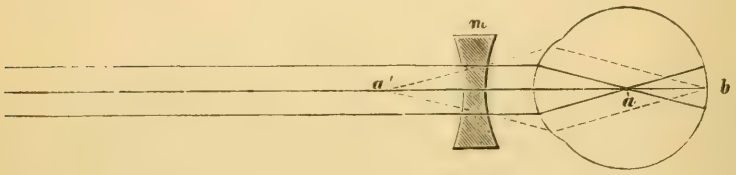
Kartenblatt mit einer starken Stecknadel zwei kleine Löcher, deren Entfernung von einander kleiner ist, als der Pupillardurchmesser (ca. 2 Mm.), bringt nun hinter die Löcher das Auge und hält vor ihnen die Stecknadel, so sieht man, so lange die Nadel dem Kartenblatt sehr nahe ist, zwei Nadeln. Entfernt man die Nadel weiter und weiter, so kommt ein Punkt, von dem ab die Nadel einfach erscheint, und dieser ist der Nahepunkt des Auges. Stellt in Fig. 61 die Linse die brechenden Flächen des Auges, der von zwei Oeffnungen e und f durchbrochene Schirm s s das Kartenblatt vor, so gehen von dem leuchtenden Punkt a durch jedes der Löcher zwei Strahlenbündel, welche von dem Linsensystem gebrochen sich in c vereinigen würden. Befindet sich hier die Netzhaut, so sieht sie einen einfachen und scharfen Bildpunkt. Befindet sich aber die Netzhaut vor oder hinter diesem Vereinigungspunkt, also in m m, oder in l l,, so entsteht von jedem Strahlenbündel ein, wenn auch weniger scharfes Bild. Dies trifft für den Fall zu, wo die Nadel den Oeffnungen e und f so nahe gehalten wird, dass ungeachtet aller accommodativen Anstrengung die Linse nicht so stark gekrümmt werden kann, um beide Strahlenbündel auf der Netzhaut zu vereinigen. Ebenso sieht man den Gegenstand doppelt, wenn er zu weit entfernt ist, indem dann die beiden Lichtbündel vor der Netzhaut zur Vereinigung gelangen.

Die grösste Entfernung, für welche ein gegebenes Auge einstellbar ist, nennt man seinen Fernpunktsabstand. Die Differenz zwischen Fernpunkts- und Nahepunktsabstand oder die Strecke au der nach aussen verlängert gedachten Augenaxe zwischen Fernpunkt und Nahepunkt nennt man die Accommodationsbreite. Für ein normalsichtiges Auge liegt der Fernpunkt in der Unendlichkeit. Die Accommodationsbreite ist beim Kinde am grössten (das Auge des Kindes vermag selbst noch unter 4—5 Zoll Entfernung vom Auge gelegene Objecte scharf zu erkennen) und nimmt mit dem Alter ab, sodass der Bereich, innerhalb dessen das Auge für Ferne und Nähe eingestellt werden kann, sich vermindert.

Unter Normalsichtigkeit, Emmetropie versteht man einen solchen Zustand der Augen, bei welchem der Fernpunkt in der Unendlichkeit, der Nahepunkt zwischen 8—9 Zoll oder etwa 24 Ctm. gelegen ist. Je leistungsfähiger der Accommodationsapparat, desto näher liegt der Nahepunkt; er kann so bis auf 12 Ctm. oder etwa 4 Zoll heranrücken.

Als Myopie (Hypometropie) oder Kurzsichtigkeit bezeichnet man denjenigen Zustand, bei welchem sowohl der Fernpunkt als der Nahepunkt viel näher an das Auge herangerückt ist, sodass die Accommodationsbreite erheblich verringert und manchmal von sehr geringer Ausdehnung ist. Beim myopischen Auge (Fig.62)

Fig. 62.



Correction der Kurzsichtigkeit.

liegt der Brennpunkt der von entfernten Objecten parallel auf das Auge auffallenden Strahlen vor der Netzhaut, in a. Die Netzhaut wird also von Zerstreuungskreisen getroffen, daher erscheinen die Bilder sehr undeutlich. Meist rührt das daher, dass der Augapfel im Verhältniss zum Brechungsvermögen zu lang ist, mag nun, wie häufig bei der angeborenen Myopie, die Augenaxe wirklich zu lang sein oder, wie bei der erworbenen Kurzsichtigkeit, eine dauernde stärkere Krümmung der Linse dem Uebel zu Grunde liegen. Diejenige Entfernung, aus der auftreffende Strahlen auf der Netzhaut zur Vereinigung gelangen, ist der Fernpunkt dieser Augen. Um diesen Fehler zu corrigiren, um also die parallel oder convergent auf das Auge auffallenden Strahlen divergent zu machen, sodass sie erst auf der Netzhaut sich vereinigen, bringt man vor ein solches Auge eine Brille mit Concavgläsern (m). Diese, auch Zerstreuungslinsen genannt, haben die Eigenschaft, die Strahlen zu zerstreuen, convergente Strahlen weniger convergent oder divergent zu machen. Man probt nun diejenige Concavlinse aus, welche vermöge ihrer Krümmung geeignet ist, die Strahlen so divergent zu machen (die punktirten Linien der Fig. 62), dass sie genau auf der Netzhaut des betreffenden myopischen Auges (in b) zur Vereinigung gelangen. Je hochgradiger die Myopie, desto grösser muss die Concavität der Brillengläser sein.

Als Hypermetropie oder Weitsichtigkeit bezeichnet man denjenigen Zustand, bei welchem sowohl parallel als divergent auffallende Strahlen im ruhenden Auge erst hinter der Netzhaut (Fig 63, in a) zur Vereinigung gelangen, also selbst sehr entfernte Gegenstände auf der Netzhaut Zerstreuungskreise geben; man sagt deshalb wohl auch: der Fernpunkt hypermetropischer Augen liegt in überunendlicher Entfernung ($>\infty$). Häufig gelingt es Hypermetropen, entfernte Gegenstände, die im ruhenden Auge auf der Retina Zerstreuungskreise geben, durch

Fig. 63.

Correction der Weitsichtigkeit.

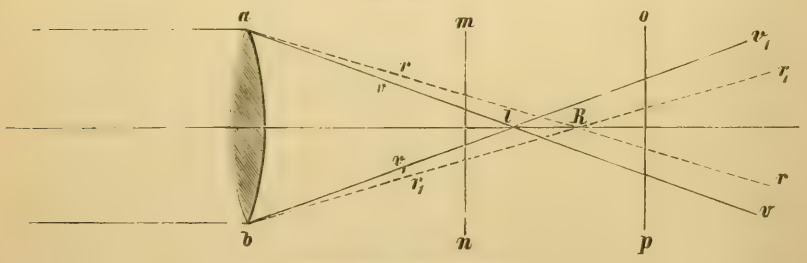
accommodative Anstrengung stärker zu brechen und so deutlich zu sehen. In der Nähe sehen sie schlecht, weil nun die Accommodation nicht mehr ausreicht, die Bildpunkte auf der Netzhaut zu erhalten; daher ist auch der Nahepunkt ziemlich weit, meist erheblich über 8 Zoll vom Auge entfernt. Dieser Fehler wird durch Convexgläser corrigirt, indem parallel oder divergent auffallende Strahlen durch Convexgläser stärker convergent gemacht und bei geeigneter Krümmung des Convexglases (Fig. 63, p) so stark gebrochen werden, dass die Bildpunkte auf der Netzhaut (in $a_{,}$) vereinigt werden. Dieser Zustand, der meist bei Leuten über 45 Jahren vorkommt (deshalb auch Presbyopie genannt), beruht, wie es scheint, auf einem mit dem Alter zusammenhängenden starren Zustand der Linse, infolge dessen sie sich für die Accommodation nicht genügend krümmen kann. Ein Weitsichtiger muss beim Lesen sich entweder seine Brille aufsetzen oder die Schrift recht weit, 1 Fuss und darüber, vom Auge entfernt halten, um seinen Nahepunkt zu erreichen, während umgekehrt ein Kurzsichtiger ohne Brille lesen kann, wenn er nur die Schrift dem Auge recht nahe hält. Kurzsichtige sehen Gegenstände, die dicht an das Auge gebracht werden, besser als Normalsichtige, weil mit der Annäherung des Auges die scheinbare Grösse der Gegenstände wächst; sie sehen in nächster Nähe wie Normalsichtige, die sich einer Lupe bedienen, um den Gegenstand dem Auge nähern zu können.

Astigmatismus. Der Einfachheit halber haben wir bisher das Auge im Ganzen und seine einzelnen brechenden Flächen als Kugelschalen betrachtet; für solche sind bekanntlich die Krümmungen sowohl in horizontaler wie in verticaler Richtung gleich, alle Krümmungshalbmesser gleich gross. Nun trifft aber diese Betrachtung für die brechenden Flächen des Auges nicht ganz zu. Das Auge ist um seine Längsaxe von vorn nach hinten nicht ganz gleich gebaut, vielmehr sind die Krümmungen der brechenden Flächen, insbesondere der Hornhaut, in der horizontalen und verticalen Richtung, den sog. Hauptmeridianen, nicht genau gleich. Den hierdurch bedingten optischen Fehler der Augen bezeichnet man als Astigmatismus. Bei dieser Ungleichheit der Krümmungen wird es verständlich, dass Strahlen, die in einer verticalen Ebene liegen, im Auge einen anderen Vereinigungspunkt haben, als solche, die in einer horizontalen Ebene gelegen das Auge treffen. Wenn wir demnach auf horizontale Linien unser Auge einstellen, so sehen wir in gleicher Entfernung befindliche verticale Linien undeutlich, und umgekehrt. Ein bekannter hierher gehöriger Versuch ist folgender: Betrachtet man concentrische Kreise mit einem Auge, so erscheinen niemals die ganzen Kreise

deutlich, sondern je nachdem wir unser Auge einstellen, sind es bald zwei horizontale Sectoren, bald zwei verticale, die uns scharf erscheinen, niemals alle vier zugleich. In pathologischen Fällen ist diese Abweichung des Auges häufig stärker ausgeprägt. Bei hochgradigem Astigmatismus bringt man eine Correctur an durch ein Glas, das nur in einer Richtung gekrümmt ist, wozu man passend Cylinderlinsen wählt. Gegenüber diesem regelmässigen Astigmatismus bezeichnet Donders als „unregelmässigen" diejenige Abweichung, die sich auf Strahlen bezieht, welche in einem und demselben Meridian gebrochen werden. Die Folge dieser Abweichung ist, dass jeder kleine Abschnitt des unregelmässig gestalteten brechenden Flächensegments seinen besonderen Bildpunkt auf der Netzhaut entwirft; daher ein kleiner leuchtender Punkt, zumal wenn sein Abstand vom Auge über dem Fernpunkt hinaus sich befindet, auf der Netzhaut ein strahliges sternförmiges Bild gibt. Hierin liegt auch der Grund dafür, dass wir die unendlich entfernten Fixsterne in strahlenförmiger Gestalt sehen. — Beim Kaninchen besteht nach Wolfskehl geringer, beim Kalbe und bei der Katze starker Astigmatismus. Ausserdem haben nach Berlin alle grösseren Säugethiere einen hochgradigen Linsenastigmatismus, der durch Unregelmässigkeiten im inneren Bau der Linse bedingt ist und eine Verschiebung des Bildes in toto bewirkt. Beim Menschen dagegen findet sich der ablenkende Linsenastigmatismus nur höchst selten.

Chromatische Abweichung. Lässt man Sonnenlicht durch eine Linse (oder ein Prisma) gehen, so wird es von seiner Bahn abgelenkt, gebrochen, gleichzeitig erfährt es aber auch eine Zersetzung in die einzelnen Farben, aus denen das scheinbar homogene Sonnenlicht zusammengesetzt ist, die sog. Spectralfarben, von denen die violetten Strahlen am stärksten, die rothen am schwächsten gebrochen werden. Fällt also (Fig. 64) ein Bündel weisses Licht parallel mit der

Fig. 64.



Chromatische Abweichung.

Axe auf eine Convexlinse a b, so werden die violetten Strahlen v und v_1 in l, die rothen r und r_1 in R vereinigt. Stellt man einen matten Schirm m n auf, so erhält man ein Bild mit violettem Centrum und rothen Farbensäumen und nahe bei R z. B. auf o p ein Bild mit rothem Centrum und violetten Farbensäumen. Die mit der Brechung verbundene Farbenzerstreuung macht also, dass die Gegenstände durch Prismen oder Linsen undeutlich, mit farbigen Rändern erscheinen. Es gibt aber zwei Glasarten, das aus Kaliumsilicat bestehende Crownglas und das neben Kaliumsilicat noch Bleisilicat enthaltende Flintglas, welche das Licht fast gleich stark brechen, aber verschieden stark zerstreuen, und zwar das Flintglas fast zweimal so stark als das Crownglas. Aus diesen Glasarten lassen sich Pris-

men und Linsen (Combination einer biconvexen Crownglas- mit einer concavconvexen Flintglaslinse) so zusammensetzen, dass die auf Kosten der Deutlichkeit erscheinenden farbigen Ränder ganz wegfallen und nur noch eine Brechung ohne Farbenzerstreuung stattfindet; sie heissen deshalb farbenlose oder achromatische Linsen. Nun zeigt unser Auge, in der Regel wenigstens, keine Bilder mit Farbensäumen. Dennoch ist das Auge keineswegs vollständig achromatisch, aber die chromatische Abweichung ist so gering, dass uns für gewöhnlich die Farbensäume der Bilder nicht zur Wahrnehmung gelangen. Einmal ist die Dispersion der Augenmedien gering, sie ist nicht grösser als die des destillirten Wassers, daher verschwinden die schwachen Farbensäume der Bildränder fast vollständig gegenüber dem starken weissen Lichteindruck, den das Bild in der Mitte zeigt, zweitens fallen, wenn wir uns in Fig. 64 das Auge durch die Linse vorgestellt und die Netzhaut mitten zwischen l und R gelegt denken, die farbigen Zerstreuungskreise zum Theil zusammen, sie decken sich auch an den Rändern so, dass auch diese grossentheils weiss erscheinen. Endlich lässt sich daran denken, dass, wie in achromatischen Prismen und Linsen durch Combination verschiedener brechender Medien von ungleich zerstreuender Kraft, so auch in unserem Auge die Combination verschiedener brechender Medien (Hornhaut, Linse, Glaskörper) einen gewissen Grad von Achromasie bewirkt. Fallen von einem weissen Object Lichtstrahlen in's Auge, während dies auf einen weiter entfernten Gegenstand eingestellt ist, sodass sich gewissermassen die Retina näher bei l befindet, so sieht man ein weisses Feld mit einem schwach rothgelben Rand; bei Accommodation auf einen zu nahen Gegenstand, wenn sich die Netzhaut näher bei R befindet, sieht man das weisse Feld mit einem blauen Saum. Wir sehen also farbige Säume, sobald wir von zwei gleichzeitig betrachteten leuchtenden Gegenständen auf einen unser Auge einstellen. Ferner sehen wir farbige Säume, sobald wir eine Hälfte unserer Pupille verdecken, also z. B. durch einen Schirm die auf die obere Linsenhälfte fallenden Strahlen abblenden. Man erreicht dies einfach dadurch, dass man in ein Kartenblatt ein Loch von etwa 2 Mm. Durchmesser macht, es 5—6 Zoll weit vom Auge hält und durch dasselbe nach einem fernen Gegenstand hinschaut; es erscheinen dann die Ränder der Oeffnung farbig.

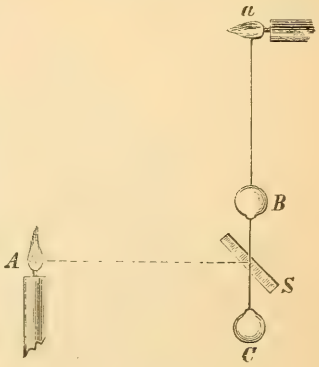
Augenleuchten und Augenspiegel. Warum erscheint die Pupille schwarz, obwohl doch so viel Licht in's Auge fällt? Der hauptsächlichste Grund liegt offenbar darin, dass im Augeninnern die schon erwähnte Pigmentschicht der Chorioidea liegt, welche mit grosser Intensität das in's Auge fallende Licht absorbirt (S. 500). Es gibt indess eine Reihe menschlicher und thierischer Individuen, bei denen regelmässig ein grosser Theil des eingedrungenen Lichtes wieder reflectirt wird und durch die Pupille nach aussen gelangt. (Der pigmentlosen Augen der Albinos ist bereits Erwähnung geschen.) Solche Thiere zeigen im Halbdunkel die Erscheinung des sog. Augenleuchtens. Bei allen diesen Thieren, es sind dies sowohl Carnivoren (Hund, Katze) als Herbivoren (Wiederkäuer, Einhufer), insbesondere aber nächtliche Raubthiere (Katze, Fuchs, Hyäne), findet sich anstatt einer gleichförmigen schwarzen Fläche eine metallisch glänzende Membran, das sog. Tapetum, das theils grünlich, theils prachtvoll blau, theils goldig-gelblich schimmert. Mensch, Affe, Schwein, überhaupt Omnivoren haben kein Tapetum.

Das Tapetum liegt zwischen der eigentlichen Gefässschicht und der Capillarschicht der Chorioidea, nach Preusse stets über dem Eintritt des Sehnerven und hat eine dreiseitige Form; die Grösse desselben variirt bei den einzelnen Arten. Bei Einhufern und Wiederkäuern von bläulich-grüner bis azurblauer Farbe, besteht es aus einander durchkreuzenden und durchflechtenden feinen Bindegewebsfasern (Tapetum fibrosum). Da kein Pigment im Tapetum nachweisbar ist, so beruht die Farbenerscheinung auf Interferenz, analog den irisirenden Farben oder den Farben dünner Blättchen und kommt wahrscheinlich durch eigenthümliche Lagerungsverhältnisse der Bindegewebsfibrillen zu Stande. Bei den Fleischfressern besteht das goldig-gelblich gefärbte Tapetum nach Brücke aus mehreren übereinander liegenden Schichten polygonaler kernhaltiger, bei auffallendem Licht blau, bei durchfallendem gelblich gefärbter Zellen (Tapetum cellulosum), in denen sich eine feine Streifung findet, welche ebenfalls Interferenz der Farben erzeugt.

Brücke hat gezeigt, dass solche Augen nicht selbstleuchtend sind, sondern mangels des das Licht absorbirenden Pigments im Augengrund so viel von dem eingedrungenen Licht durch die Pupille wieder zurückwerfen, dass sie dem Beobachter leuchtend erscheinen. Wir wissen bereits, dass ein Körper um so dunkler ist, je mehr er von den auf ihn fallenden Strahlen absorbirt (S. 493). Eine absolut schwarze Fläche, welche alles Licht absorbirt, giebt es aber nicht, es muss demnach auch von der Chorioidea des Menschen immer noch ein geringer Theil der sie treffenden Lichtstrahlen reflectirt werden. Derjenige Theil nun, der zurückgeworfen wird, geht denselben Weg, den er gekommen, aus der Pupille wieder heraus nach dem leuchtenden Objectpunkt. Die von dem Bildpunkt der Netzhaut ausgehenden reflectirten Strahlen vereinigen sich wieder in dem leuchtenden Objectpunkt d. i. der Lichtquelle, indem jeder reflectirte Strahl dieselben Brechungen in den Augenmedien rückwärts erleidet, die er bei seinem Eindringen von aussen vorwärts erlitten hat: das Spiegelbild des Netzhautbildes fällt also in den Objectpunkt (Gesetz der Reciprocität). Aus eben demselben Grund kann man auch nicht durch die in der vorderen Wand der Camera obscura angebrachte Linse den Hintergrund der Camera sehen, selbst nicht, wenn man anstatt der matten Glasplatte einen weissen Schirm einfügt. Das Auge des Beobachters müsste, um die von dem Augengrund zurückgeworfenen und nun von dem Netzhautbild als leuchtendem Object ausgehenden und zu der Lichtquelle (als ihrem Ausgangspunkt) zurückkehrenden Lichtstrahlen aufzufangen, sich in der Richtung der letzteren, also zwischen Lichtquelle und beobachtetes Auge einschieben, und dadurch würde wiederum dem beobachteten Auge die Lichtquelle abgesperrt werden. Brücke verfuhr nun, um einen Theil der reflectirten Strahlen aufzufangen und das Auge erleuchtet zu sehen wie folgt: Das beobachtende Auge sieht an einer Lichtflamme, deren directe Strahlen durch einen Schirm vom Auge des Beobachters abgeblendet sind, vorbei nach dem beobachteten Auge, welches für einen Gegenstand seitlich vom Beobachter z. B. für dessen ausgestreckten Arm accommodirt. Es befindet sich dann das beobachtende Auge

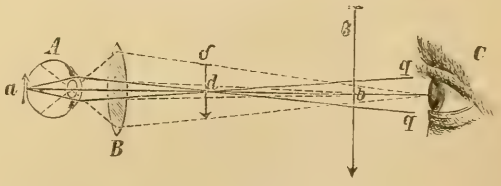
innerhalb des Kegels der durch die Pupille des Beobachteten reflectirten Strahlen und sieht daher den Augengrund diffus erleuchtet. v. Helmholtz brachte die Lichtflamme (Fig. 65, A) seitlich vom Auge und statt des Schirmes stellte er eine planparallele unbelegte Glasplatte S schräg, unter einem Winkel von 45° mit der Verbindungslinie des beobachteten und beobachtenden Auges, auf, so dass die auf letztere fallenden Lichtstrahlen nach ihrer Reflexion in's beobachtete Auge C gelangten. Ein Theil dieser Lichtstrahlen, vom Auge zurückgeworfen, geht denselben Weg, den er gekommen, wird aber, zur Glasplatte S zurückgekehrt, theils nach seinem Ausgangspunkte reflectirt, theils geht er, in seiner Richtung nur ein wenig sich selbst parallel verschoben, durch S hindurch und gelangt so in das Auge B des Beobachters, der nun den beobachteten Augengrund diffus röthlich erleuchtet sieht. Um den Augenhintergrund nicht nur erleuchtet, sondern deutlich zu sehen, müssen die vom beobachteten Auge ausgehenden Strahlenbündel nach ihrem Austritt aus dem Auge so gebrochen werden, dass ihre Strahlen sich in Punkten schneiden, also sich zum Bild vereinigen, welche in der deutlichen Sehweite vom beobachtenden Auge liegen. Man erreicht dies entweder durch eine Sammellinse von kurzer Brennweite, welche, vor das beobachtete Auge gehalten, die aus diesem reflectirten Strahlenbündel schnell zur Convergenz bringt, so dass der Beobachter näher der Linse und innerhalb seiner deutlichen Sehweite ein umgekehrtes und verkleinertes reelles Bild erhält. Nimmt der Beobachter statt der Convexlinse eine Concavlinse, so erhält das dem beobachteten Auge genäherte beobachtende Auge ein aufrechtes Bild von dem beobachteten Augengrund, das indess nur virtuell ist, weil die Bildpunkte nicht von den reflectirten Strahlen selbst, sondern nur durch Rückwärtsverlängerung derselben erreicht werden. Eine solche Vorrichtung, mittels deren man den Augengrund deutlich sehen kann, nennt man einen Augenspiegel.

Fig. 65.



Leuchten der Augen.

Fig. 66.



Augenspiegel.

Die Entdeckung des Augenspiegels durch v. Helmholtz (1851) hat eine neue Aera der Augenheilkunde heraufgeführt.

Statt der von v. Helmholtz vorgeschlagenen planparallelen Glasplatte benutzt man nach dem Vorgang von Ruete einen kreisrunden Plan- oder Hohlspiegel von Metall, der eine kleine centrale Oeffnung hat, durch welche der Beobachter (Fig. 66, C) hindurchsieht und so die vom beobachteten Augengrund A reflectirten Strahlen in sein Auge geworfen erhält, die er durch die Linse B zu einem scharfen Bild d vereinigt.

Mittels des Augenspiegels erkennt man eine röthliche Scheibe, die Netzhaut, und auf ihr eine etwas erhabene rundliche weisse Stelle, die Sehnervenpapille, den Eintritt des Sehnerven in die Netzhaut, auch Colliculus n. optici genannt. Aus letzterer sieht man Gefässe heraustreten, die sich in eine Reihe von Aesten theilen und über die Netzhaut zu einem Gefässbaum verbreiten, und zwar sieht man neben je einem schmalen, hellrothes Blut führenden Arterienast einen breiteren dunkler roth gefärbten Venenast hinziehen. Dann erkennt man ein kleines helleres Fleckchen, die Stelle des gelben Flecks, Macula lutea oder Fovea centralis; hier sieht man günstigen Falls die Bilder derjenigen Gegenstände, auf die das beobachtete Auge gerade eingestellt ist, und zwar das auf der Netzhaut entworfene, verkehrte und verkleinerte Bild. Accommodirt das beobachtete Auge nicht scharf, dann wird das Netzhautbild undeutlich.

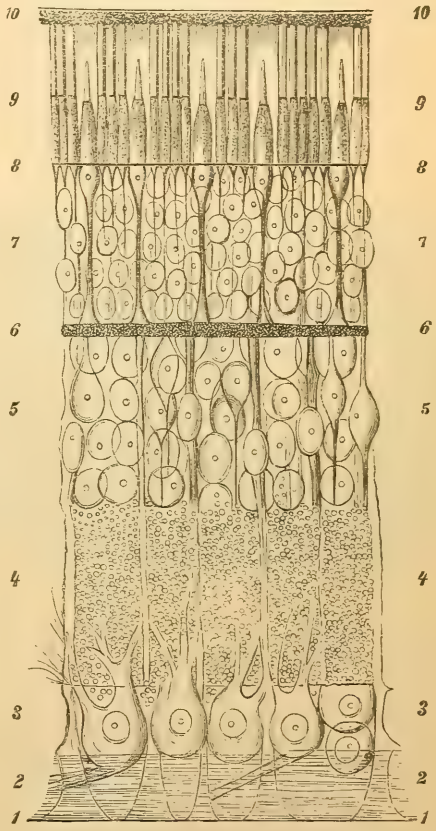
Aehnlich wie beim Menschen verhält es sich hinsichtlich der Netzhautgefässe bei der Mehrzahl der Säugethiere, während andere in dieser oder jener Weise abweichen. So besitzt der Hase nur in der Gegend der Ausstrahlung dunkelrandiger Nerven Blutgefässe. Beim Kaninchen und Meerschweinchen sind nach J. Hirschberg die Retinalgefässe sparsam und ziehen nach beiden Seiten nur eine Strecke weit in die Netzhaut hinein. Beim Pferd ist sogar der weitaus grösste Theil der Netzhaut ohne Gefässe, indem nur die Umgebung der Pap. n. opt. auf einer Breite von 3—6 Mm. deren enthält. Die übrigen Wirbelthiere entbehren mit den Vasa centralia der Retinalgefässe vollständig (anangische oder gefässlose Netzhäute).

Gesichtsempfindungen.

Bau der Netzhaut. Nach Durchbohrung der Sclera und Chorioidea breiten sich die Faserbündel des Sehnerven nach allen Seiten aus und zwar von der inneren, nach dem Glaskörper zu gelegenen Netzhautfläche nach aussen, d. i. nach der Chorioidea zu. Die Netzhaut besteht aus einem bindegewebigen Stroma; nur wo der Sehnerv die Schichten der Netzhaut durchbohrt, an dessen Eintrittsstelle, fehlt das Stroma, hier quellen die Nervenfasern gleichsam hervor und bilden nach innen zu eine Hervorragung, die Papilla n. optici. Die Retina selbst (Fig. 67) besteht, wenn wir von ihrer Grenzmembran gegen den Glaskörper (Membrana limitans int., 1) absehen, aus 8 verschiedenen Schichten und zwar von innen nach aussen die Nervenfaserschicht (2), die Ganglienzellenschicht (3), innere granulirte oder moleculäre Schicht (4), innere Körnerschicht (5), äussere granulirte oder Zwischenkörnerschicht (6), äussere Körnerschicht (7), äussere Grenzschicht (8), Stäbchen- und Zapfenschicht (9). Die die ganze Netzhaut durchsetzenden radialen Fasern, die sog. Müller'schen Fasern, bilden ein maschiges

Netz stützender Bindesubstanz, in dessen bald dichteren bald gröberen Lücken die nervösen Elemente eingelagert sind. Die marklosen Sehnervenfasern (Schicht 2) ziehen der Fläche parallel; die Dichte dieser Schicht nimmt von der Sehnervenpapille, wo sie am dicksten ist, bis zu ihrer peripheren gezackten Grenzlinie gegen die Ciliarfalten der Chorioidea, der Ora serrata, stetig ab. Die Ganglienzellen, den multipolaren Ganglienzellen des Centralnervensystems (Fig. 39, S. 394) analog gebaut, liegen am dichtesten im gelben Fleck und zwar hier zu 8—10 Zellen in der Dicke über einander. Von da ab nimmt ihre Dichte schnell ab, so dass in einiger Entfernung davon die Zellen nur noch in einfacher Schicht, aber dicht gedrängt liegen; noch weiter gegen die Ora serrata findet man nur vereinzelte, durch mehr oder weniger grosse Zwischenräume getrennte Zellen. Die längeren Stäbchen und die kürzeren Zapfen (in der Fig. ist zwischen je 3—5 Stäbchen ein Zapfen gelegen) sind aus dem punktirten sog. Innenglied und dem stark glänzenden Aussenglied zusammengesetzt; im gelben Fleck sind nur Zapfen vorhanden, in der Nähe desselben ist jeder Zapfen von einem einfachen Kranz von Stäbchen umgeben. Gegen die Ora serrata hin werden die Zapfen immer seltener und fehlen zuletzt fast ganz. Die Anhäufung und Vertheilung der Zapfen geht der Dichte der Ganglienzellenschicht durchaus parallel; in der Gegend der Ora serrata, wo fast nur Stäbchen sind, findet sich nicht einmal mehr eine zusammenhängende Schicht von Ganglienzellen. Mit den Aussengliedern der Stäbchen und Zapfen im engsten Zusammenhang steht das Mosaik platter, sechseckiger Pigmentzellen (Pigmentepithel der Netzhaut, 10), welche pigmentirte Fortsätze zwischen die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen einsenken. Ueber den Zusammenhang der nervösen Elemente der Netzhaut hat man sich die Anschauung gebildet, dass die Sehnervenfasern durch Vermittlung der Ganglienzellen und radialer Fasern, in welche Körner der inneren und äusseren Körnerschicht eingelagert sind, mit Stäbchen und Zapfen in Verbindung stehen. Gefässe, welche von den aus der trichterförmigen Mitte der Sehnervenpapille eintretenden Vasa centralia retinae

Fig. 67.



Bau der Retina nach M. Schultze.

stammen, liegen nur im inneren Theile der Netzhaut, etwa bis zur Zwischenkörnerschicht (6), hauptsächlich in der Ganglienzellenschicht (3) Von da ab bis zum Pigmentepithel (10) ist die Netzhaut gefässlos.

Erregbare Elemente der Netzhaut. Es lässt sich aufs strengste beweisen, dass die durch Licht erregbaren oder lichtempfindlichen Elemente nur in der äussersten Schicht der Netzhaut, in der Stäbchen- und Zapfenschicht gelegen sind. Die Eintrittsstelle des Sehnerven in die Netzhaut enthält ausser Nervenfasern keine anderen nervösen Elemente, weder Ganglienzellen noch Stäbchen oder Zapfen. Lässt man auf sie allein Licht fallen, so entsteht keine Lichtempfindung (Mariotte's blinder Fleck). Zeichnet man (Fig. 68) links ein Kreuz und rechts einen Kreis in

Fig. 68.

Blinder Fleck

etwa 7 Ctm. Abstand von einander und fixirt nun bei geschlossenem linken Auge das Kreuz mit dem rechten Auge, so wird, wenn man sich mit dem Auge langsam etwa auf 25—30 Ctm. nähert, der Kreis unsichtbar. Ebenso wird umgekehrt das Kreuz unsichtbar, wenn man mit dem linken Auge den Kreis fixirt. Man kann auch reflectirtes oder concentrirtes Sonnenlicht mit Unterstützung des Augenspiegels so in das Auge einfallen lassen, dass die Strahlen genau die Sehnervenpapille und nur diese treffen, dann hat die Versuchsperson keine Lichtempfindung. Dass wir uns des blinden Flecks für gewöhnlich nicht bewusst werden, hat darin seinen Grund, dass die Eintrittsstellen des Sehnerven in beiden Augen nicht coincidiren. In jedem Auge liegt der Sehnerveneintritt auf der inneren Seite, also nasalwärts, somit correspondirt der blinde Fleck in dem einen Auge einer sehenden Stelle im anderen Auge.

Ferner spricht für die alleinige Erregbarkeit der Stäbchen und Zapfen das Sichtbarwerden der Purkinje'schen Aderfigur.

Führt man in einem dunklen Zimmer eine Kerze oftmals im Kreise um das Auge, so sieht man in dem schwärzlichen Schimmer, der vor den Augen schwebt, eine Figur auftauchen (dunkel auf hellem Grund), welche die grösste Aehnlichkeit mit der Figur des Gefässbaums der Netzhaut hat, indem sich von der Mitte aus ein Gefässbaum über die Fläche verbreitet. Die Deutung dieser Figur als Schattenfigur und ihre Zugehörigkeit zu den „entoptischen Erscheinungen" d. h. zu den Gesichtsempfindungen, welche nicht auf leuchtende Objecte der Aussenwelt, sondern auf Beschattung der Netzhaut durch Gegenstände des Augenbinnenraums zurückzuführen sind, hat H. Mueller überzeugend dargethan. Bei Bewegungen der Flamme bewegen sich auch die Schatten der Gefässe im Gesichtsfeld. Nun liegt die Gefässschicht der Retina in der Ganglienzellenschicht (Fig. 67, 3), also vor der Stäbchen- und Zapfenschicht. Wird nun bei sonst sehr dunklem Gesichtsfeld ein Punkt der Netzhaut stark beleuchtet, so wird dieser erleuchtete Punkt eine Lichtquelle, welche nach allen Seiten hin Strahlen aussendet. Liegt ein Gefäss in der Richtung dieser Strahlen, so werden letztere abgefangen, und hinter dem Gefäss entsteht ein Kernschatten. Dieser auf die hinter der Gefässschicht liegenden lichtpercipirenden Elemente geworfene Schatten ist es nun, der uns zur Wahrnehmung kommt, indem wir uns der beschatteten, also nicht erregten und deshalb schwarz erscheinenden Netzhauttheile bewusst werden, welche der Figur des Gefässbaums entsprechend zwischen den Netzhauttheilen liegen, die durch das von der erleuchteten Netzhautstelle reflectirte Licht erregt werden. Aus der von ihm beobachteten Grösse der Verschiebung dieser Schattenfigur bei einer gleichfalls gemessenen Verschiebung der Lichtquelle hat Mueller berechnet, dass die erregbare Schicht der Netzhaut etwa 0,2—0,3 Mm. hinter der gefässführenden Schicht liegen müsse. Es liegt nun die Stäbchen- und Zapfenschicht in der That etwa $^1/_4$ Mm. hinter der die Gefässe führenden Ganglienzellenschicht. Auch dies spricht dafür, dass die Stäbchen und Zapfen die lichtpercipirenden Elemente sind.

Die Annahme, dass die lichtempfindlichen Elemente von der Zapfen- und Stäbchenschicht repräsentirt werden, findet ferner eine gewichtige Stütze in der Thatsache, dass die Region des gelben Flecks, in der die Zapfen dichtgedrängt stehen, die Stelle des deutlichsten Sehens ist; wir kommen hierauf noch später zurück.

Endlich sprechen dafür noch die bezüglich der Sehschärfe oder des Unterscheidungsvermögens der Netzhaut gemachten Erfahrungen. Sind die percipirenden Elemente, die Zapfen, nach Art einer Mosaik angeordnet, sodass der Erregung jedes dieser Feldchen eine bestimmte Einzelempfindung entspricht, so ist es klar, dass der kleinste Abstand, in welchem zwei parallele Linien oder zwei Punkte noch als getrennt erkannt werden sollen, derjenige sein wird, bei welchem ihre Bildpunkte eben noch auf zwei benachbarte Zapfen fallen. Ist der Abstand der Objectpunkte kleiner, sodass ihre Bildpunkte auf einen und denselben Zapfen fallen, so können sie nicht mehr als gesondert unterschieden werden. Nach den vorliegenden Versuchen soll 64″ der kleinste Winkel sein, unter dem man noch zwei Striche als von einander getrennt erkennen kann. Zwei Objectpunkte aber, deren Richtungsstrahlen einen Winkel von 64″ mit ein-

ander bilden, geben auf der Netzhaut Bildpunkte von 0.0046 Mm. Abstand. Anderseits beträgt der Durchmesser eines Zapfens in der Gegend des gelben Flecks, wo die Zapfen dichtgedrängt stehen (S. 515), nach neueren Bestimmungen von Salzer u. A. 0,002 — 0.003 Mm. Also stimmt auch diese Erfahrung sehr wohl zu der Annahme, dass jeder Zapfen bei seiner Erregung eine besondere, von jeder anderen unterscheidbare Lichtempfindung vermitteln kann.

Zur Bestimmung der Sehschärfe benutzen die Augenärzte Schriftproben welche aus Buchstaben von verschiedener Grösse bestehen, die man aus grösserer Entfernung betrachten lässt. Als Einheit der Sehschärfe gilt diejenige, bei der solche Buchstaben erkannt werden, wenn ihre Höhe unter einem Gesichtswinkel (der Winkel, welchen die von den äussersten Objectpunkten durch den Knotenpunkt des Auges gezogenen Richtungsstrahlen mit einander bilden) von 5′ (Bogenminuten) erscheinen. Als Maass der Sehschärfe dient dann der Quotient $V = \frac{d}{D}$, wobei d der Abstand (Distanz) ist, bei dem das geprüfte Auge die betreffende Schrift noch lesen kann, und D der Abstand, bei dem ihre Buchstabenhöhe eben unter einem Winkel von 5′ erscheint, also bei normaler Sehschärfe gesehen werden sollte.

Es liegt auf der Hand, dass, da die Sehschärfe ihr anatomisches und physiologisches Substrat in den Zapfen hat und letztere in dem Maasse an Zahl abnehmen, als man sich vom gelben Fleck nach der Netzhautperipherie entfernt, die Sehschärfe der peripheren Netzhautpartien erheblich geringer sein wird, als die des gelben Flecks. Da beim deutlichen und scharfen Sehen die Bilder der Objecte stets auf den gelben Fleck fallen, wie wir später sehen werden, so lässt sich die Sehschärfe an dieser Stelle direct vergleichen.

Art der Erregung der Netzhaut. Chemische Vorgänge in der Netzhaut als wesentlich zum Sehen, ja als die Grundlage und den Anfang jedes Sehaktes anzusehen, gab es seit langer Zeit zahlreiche Gründe. Indess hat erst 1876 Fr. Boll die folgenreiche Entdeckung gemacht, dass die Netzhaut während des Lebens tiefroth gefärbt ist, mit dem Tode aber erblasst und sich zersetzt. Kühne hat dann weiter gefunden, dass die Netzhaut ihre rothe Farbe auch noch im ausgeschnittenen Auge stundenlang bewahrt, wenn man nur das Tageslicht von ihr fernhält. Unter dem Einfluss des Lichts bleicht die Netzhaut schnell, wird erst chamois und dann weissgelblich, daher man sie in letzterer Farbe bei der gewöhnlichen Art der Präparation sieht. Dieser rothe Farbstoff, Sehroth oder Sehpurpur, kommt vor in allen stäbchenführenden Netzhäuten der Wirbelthiere, vom Lanzetfisch (Amphioxus lanceolatus) aufwärts bis zum Menschen (Fledermaus, Hühner und Tauben ausgenommen); ebenso auch bei unmittelbar dem Uterus entnommenen Föten und in besonders grosser Menge bei den lichtscheuen Eulen. Immer sind jedoch nur die Stäbchen roth gefärbt, niemals die Zapfen. Dieser Sehpurpur wird durch das Licht zersetzt; damit ist der Nachweis einer rapiden photochemischen Wirkung in der Netzhaut geliefert. Auf der Netzhaut werden, wie auf einer photographischen Platte, von den leuchtenden Objecten scharfe helle Zeichnungen in der rothen Fläche entworfen. Kühne

ist es auch geglückt, den Nachweis solcher substanziellen Bildchen auf der Netzhaut, die er Optogramme nennt, zu erbringen. In den Augen von Kaninchen und Fröschen, die er längere Zeit vor Licht geschützt und dann kurze Zeit einem leuchtenden Object (Fenster) ausgesetzt hatte, gelang es ihm, diese Optogramme durch Erhärten des schnell ausgeschnittenen Auges in 4proc. Alaunlösung zu fixiren: man sieht dann auf der Netzhaut die Scheiben hell, das Fensterkreuz, wie die übrige Netzhaut roth. Allein die beim Sehen gebleichten Stäbchen sind des Purpurs nur für kurze Zeit beraubt; sie nehmen nach genügendem Dunkelaufenthalt wieder maximale Färbung an. Im lebenden Auge gibt es also regenerative, das Schroth wiederherstellende Vorgänge, vermöge deren die durch vorherige Einwirkung des Lichts an gewissen Stellen gebleichte und auch für neue Lichteindrücke unempfindliche photographische Platte unserer Netzhaut wiederhergestellt und für neue Lichteindrücke wieder empfindlich wird. Diese Regeneration des Sehroth geschieht aus dem dicht an die Stäbchen- und Zapfenschicht angrenzenden Pigmentepithel (Fig. 67, 10; S. 515). Zieht man die Netzhaut des Frosches von der Chorioidea ab, so bleibt an letzterer meist das Pigmentepithel zurück; ist nach Verlauf einiger Zeit die Netzhaut abgeblasst und legt man sie nun auf die Chorioidea zurück, so stellt sich das Sehroth wieder her; zieht man sie wieder ab, so bleicht das Sehroth u. s. f. Es ist also der Zusammenhang der Retina mit ihrem Epithel, wodurch im Leben der stete Widerersatz des gebleichten Sehroth bedingt wird. Wie bereits erwähnt (S. 516), ist die Retina von der Zwischenkörnerschicht ab gefässlos, während dagegen das Retinalepithel im engsten Zusammenhang mit der an Gefässen so reichen Chorioidea steht. Vermuthlich ist die durch die rege Blutcirkulation ermöglichte reichliche Stoffzufuhr zum Retinalepithel für das Regenerationsvermögen von Bedeutung, daher beim Warmblüter auch mit dem Erlöschen der Cirkulation die Regeneration des Sehroth sistirt.

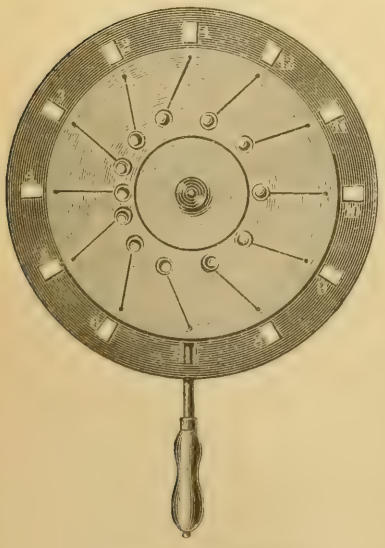
Da weder bei den Wirbellosen, deren Sehvermögen doch unzweifelhaft ist, noch in den Zapfen, mittels deren wir am schärfsten sehen, Sehroth gefunden ist, so muss offenbar auch ohne Sehroth gesehen werden können. Es zwingen diese Thatsachen zur Annahme auch farbloser Sehstoffe im Auge.

Durch jene chemische Einwirkung des Lichts auf die Stäbchen und wahrscheinlich auch auf die Zapfen werden die mit letzteren in Verbindung stehenden Sehnervenfasern erregt.

Zeitlicher Verlauf der Netzhauterregung. Wie bei jeder Erregung (S. 310) verstreicht zunächst eine gewisse Zeit von dem Augenblick, wo der Reiz zu wirken anfängt, bis zu dem, wo ein genügender Erregungsgrad erreicht wird; auch kommen die Nervenmoleküle, einmal in Bewegung gesetzt, nicht momentan zur Ruhe, wenn der Reiz aufhört. Jenes, gewissermassen das Stadium der latenten Netzhautreizung, bezeichnet man nach A. Fick als „Anklingen", die Nachwirkung der Reizung als „Abklingen der Lichtempfindung". Auf letzterem beruhen die sog. Nachbilder. Fixirt

man ein helles Object eine Zeit lang und schliesst dann die Augen plötzlich, so dauert die Erregung in den gereizten Netzhautelementen noch an, und man hat so Lichtempfindungen, deren nach aussen projicirte scheinbare Ursache das „positive Nachbild" des hellen Objects heisst. Ebenso beruht auf dem Abklingen der Lichtempfindung die Erscheinung, dass discontinuirliche intermittirende Erregungen der Netzhaut, wenn sie nur mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich gehen (zwischen je zweien darf nur $^1/_{50}$—$^1/_{30}$ Sec. verfliessen), sich zu einer gemeinsamen Empfindung summiren und den Eindruck einer continuirlichen Erregung machen; so erscheint eine glühende Kohle, wenn sie schnell im Kreise herumgedreht wird, als feuriger Kreis. Bei hinreichender Intensität des Lichteindrucks bedarf es nur einer ausserordentlich kurzen Einwirkungsdauer, um einen Gesichtseindruck zu erhalten; so sehen wir den electrischen Funken, obwohl dessen Dauer nach Wheatstone nur ein Millionstel einer Secunde beträgt. Wirkt die Reizung der Netzhaut sehr energisch oder andauernd, so lässt die Intensität der Empfindung allmälig nach. Bei andauernder Fixation erscheint eine helle Fläche allmälig immer weniger und weniger hell, die Netzhaut „ermüdet", wie man sagt; gönnt man ihr nur kurze Zeit Ruhe, so stellt sich ihre Erregbarkeit wieder vollständig her. Häufig hat man nach einem positiven Nachbild noch ein anderes, in welchem alle vorher hellen Stellen nunmehr dunkel erscheinen und umgekehrt, „negatives Nachbild"; die Entstehung desselben ist darauf zurückzuführen, dass die zuerst gereizten Stellen, welche die Empfindung des Hell vermittelt haben, infolge der langen Lichteinwirkung allmälig ermüden, daher entsprechend den vorher hellen Stellen nun dunkle im Gesichtsfelde auftreten.

Fig. 69.



Stroboskopische Scheibe.

Die Nachbilder spielen beim Sehen eine sehr grosse Rolle, obwohl wir uns ihrer für gewöhnlich kaum bewusst werden. Fallen sie nämlich räumlich und zeitlich und in einer gewissen Reihenfolge nach einander, so ergänzen sie einander in sehr eigenthümlicher Weise, worauf das Phenakistoskop von Plateau, der Thaumatrop oder Strampfer's stroboskopische Scheibe (Fig. 69) beruhen. Werden eine Anzahl Bilder, welche die verschiedenen Phasen eines periodischen Vorgangs z. B. Laufen, Tanzen, Reiten, Springen, Turnen, die Pendelschwingung u. s. f. darstellen, in der richtigen Reihenfolge

nach einander so schnell dem Auge vorgeführt, dass das Nachbild der einen Bewegungsphase noch besteht, während die Netzhaut bereits von dem Eindruck der nächstfolgenden Phase getroffen wird, so glaubt man den Vorgang der Bewegung zu sehen.

Das Stroboskop besteht aus einer Scheibe von ca. 20 Ctm. Durchmesser, welche um eine horizontale Axe in Rotation versetzt werden kann; am Rande dieser Scheibe befinden sich eine Reihe von in gleichen Abständen auf einander folgenden Oeffnungen. Innerhalb des durch die 12 Löcher gebildeten Ringes ist eine kleinere bemalte Scheibe befestigt, auf welcher z. B. die verschiedenen Phasen einer Pendelschwingung abgebildet sind. Der Apparat wird nun so vor einem Spiegel gehalten, dass die bemalte Fläche dem Spiegel zugekehrt ist und man durch eine Oeffnung z. B. die oberste das Bild der bemalten Scheibe im Spiegel sieht. Rotirt die Scheibe, so geht eine Oeffnung nach der anderen vor dem Auge vorüber; man erblickt sehr schnell nach einander an derselben Stelle die verschiedenen Schwingungszustände des Pendels und erhält vermöge der Nachwirkung den Eindruck, als ob man das Pendel wirklich oscilliren sähe.

Qualität und Quantität der Lichtempfindung. Die Endapparate des Sehnerven werden durch das Licht erregt, also durch die Undulationen des Aethers. Wie bei jeder Wellenbewegung unterscheiden wir auch an den Wellen des Lichtäthers Länge und Höhe, letztere besser Elongation oder Schwingungsamplitude genannt. Von der Grösse der Amplitude hängt die Stärke oder Intensität des Lichts ab, von der Wellenlänge die Qualität der Lichtempfindung. Diese bezeichnet die Physik nach ihrem physiologischen Effect, d. h. nach der Art der Empfindung, welche die betreffende Lichtwelle erzeugt, als Aetherwellen verschiedener Farbe oder als rothes, blaues u. s. w. Licht.

Die Intensität ist bei gleicher Schwingungsamplitude der Lichtwellen abhängig von dem Erregbarkeitszustande der Netzhaut; sie ist, wenn längere Zeit keine Erregung durch das Licht stattgefunden, wenn die Netzhaut geruht hat, grösser, als wenn die Netzhaut lange belichtet gewesen. Den höchsten Grad der Lichtintensität bezeichnet man als „Blendung“; gegen diese auf's höchste gesteigerte Erregung suchen sich die Thiere durch willkürlichen Augenlidschluss zu schützen. Das Auge ist nur im Stande, Differenzen der Lichtintensität zu unterscheiden, nicht die absolute Grösse, eine Erscheinung, die in gleicher Weise bei allen Sinnen wiederkehrt, wo eine derartige Prüfung möglich ist. Es ist das Auge nur ein relatives Photometer.

Das scheinbar homogene Sonnenlicht ist, wie wir schon oben berührt haben (S. 510), eine Mischung aller farbigen Wellenarten. Die gleichzeitige Einwirkung aller darin enthaltenen Wellen auf den Sehnerven erzeugt die Empfindung der weissen Farbe. Lässt man einen Sonnenstrahl durch einen engen Spalt in ein verdunkeltes Zimmer eintreten und durch ein Prisma gehen, so sieht man auf einem in passender Entfernung hinter dem Prisma aufgestellten weissen Schirm den scheinbar homogenen Sonnenstrahl in eine Reihe von

Farben zerlegt, und zwar von der am schwächsten brechenden zu der am stärksten brechenden in der Reihenfolge: Roth, orange, gelb, grün, cyanblau, indigblau, violett.

Die einzelnen Spectralfarben unterscheiden sich einzig und allein durch die Wellenlänge der Lichtschwingungen; die Wellenlänge nimmt vom rothen zum violetten Ende ab. Da nun das Licht sich mit gleichförmiger Geschwindigkeit fortpflanzt, so macht das violette mehr Schwingungen in derselben Zeit wie das rothe, das erstere ungefähr 677 Billionen, das letztere 456 Billionen Schwingungen in der Secunde. Jenseits des rothen und violetten Lichtes, wo das Auge nichts mehr sieht, ist das Spectrum keineswegs zu Ende. Mittels thermoskopischer Apparate kann man nachweisen, dass die am meisten wärmenden, thermischen Strahlen jenseits des rothen Endes des Spectrums liegen, und mittels photographisch vorgerichteteten Papiers, dass die am stärksten chemisch wirksamen jenseits des violetten Endes liegen (die sog. ultravioletten Strahlen). Für die ultrarothen Strahlen hat Brücke es wahrscheinlich gemacht, dass sie auf dem Wege durch die brechenden Medien des Auges von diesen absorbirt werden und daher nicht bis zur Netzhaut gelangen. v. Helmholtz ist es gelungen, zu zeigen, dass das ultraviolette Licht auch für unser Auge existirt; nach Abblendung aller übrigen Strahlen konnte er noch einen violettgrauen (lavendelgrauen) Schimmer hinter dem violetten Ende des Spectrums erkennen, und dieser graue Schimmer ist der Ausdruck der sichtbaren ultravioletten Strahlen, deren Intensität etwa 1200mal geringer sein soll, als die des violetten Lichtes an der Grenze der Sichtbarkeit. Man kann die ultravioletten Strahlen nach Donders auch dadurch sichtbar machen, dass man sie durch eine Chininlösung gehen lässt; dadurch wird das Chinin selbstleuchtend, es fluorescirt bläulich. Die Fähigkeit des Auges, Intensitätsunterschiede zu erkennen, geht bei weissem Licht nicht so weit, als bei blauem und grünem, aber weiter als bei orangefarbenem, rothem und violettem.

Farbenmischung. Alle Farben, sowohl die natürlich vorkommenden als die künstlich hergestellten lassen sich aus den Farben des Sonnenspectrums zusammensetzen. Aus der Mischung aller Farben in dem Verhältniss, wie sie im Spectrum vorkommen, entsteht das weisse Licht. Unter einer „gesättigten Farbe“ versteht man eine solche, welche gar kein Weiss enthält. Eine gesättigte Farbe mit einer anderen ebenfalls gesättigten Farbe gemischt bringt entweder Farbenempfindungen hervor, die im Spectrum noch nicht enthalten sind, oder solche, die im Spectrum schon enthalten sind und Mischfarben heissen. Zur Untersuchung der gemischten Farben bedient man sich nach Maxwell sog. Farbenkreisel, Scheiben, deren einzelne Sectoren mit verschiedenen Farben bemalt sind und die in schnelle Rotation versetzt werden. Das Auge erhält dann die Eindrücke dieser Farben so schnell hinter einander, dass sie vermöge der Nachwirkung des Lichteindrucks (S. 519) zu einer gemeinsamen Empfindung verschmelzen. Roth und Violett mit einander vermischt erzeugen Purpur, welches sich nach dem Roth wie Violett hin verschieden abstufen lässt. Man findet unter den Spectralfarben verschiedene Farben, welche, obschon sie selbst kein Weiss enthalten, mit einander vermischt Weiss geben, so Indigblau und Gelb, Roth

und Grün, Orange und Cyanblau, Grünlichgelb und Violett. Solche zwei Farben, die mit einander vermischt Weiss geben, nennt man Complementärfarben, indem die eine die andere zu Weiss ergänzt. Die drei Farben: Roth, Grün und Violett nimmt man in der Regel als die Grundfarben an, weil es die Einzigen sind, welche zusammen ein reines Weiss geben; häufig erscheint dieses Weiss wegen der ungenügenden Helligkeit der angewendeten Farben mehr weniger grau. Alle übrigen Farben erzeugen, mit einander vermischt, eine Mischfarbe, die nicht weiss und nicht purpurn ist. Die Farbencombination complementärer Farben hat für unser Auge etwas Wohlthuendes, Harmonisches. Alle Farben nehmen, wenn sie lichtschwach sind, nach v. Helmholtz eigenthümliche Farbentöne an, die deshalb interessant sind, weil sie in der Natur so ausserordentlich verbreitet sind. Ein lichtschwaches Weiss erzeugt den Eindruck von Grau, ein sehr lichtschwaches Gelb den von Braun, ein sehr lichtschwaches Roth den von Braunroth, ein sehr lichtschwaches Grün den von Olivgrün.

Ob auch die Thiere die Farben in gleicher Weise wie die Menschen zu unterscheiden vermögen ist nicht ermittelt; nur so viel lässt sich aussagen, dass die Thiere ein Unterscheidungsvermögen für verschiedene Farben besitzen und manche bald durch diese, bald durch jene Farbe unangenehm afficirt und dadurch sogar in Aufregung versetzt werden, so Hunde durch recht bunt bemalte Gegenstände, Bullen bei dem Anblick grell rother Gegenstände u. A. m.

Theorie der Farbenempfindungen. Nach einer zuerst von Thomas Young aufgestellten und von v. Helmholtz weiter ausgebildeten Theorie stellt man sich vor, dass mit jedem Feldchen des Netzhautmosaiks, dessen Erregung einer bestimmten Einzelempfindung entspricht (S. 517), also mit jedem Zapfen verschiedene farbenempfindende Nervenfasern in Verbindung stehen, welche durch die verschiedenen im Spectrum vertretenen Lichtschwingungen in verschiedener Weise erregt werden. Es genügt, entsprechend den erwähnten drei Grundfarben: Roth, Grün, Violett drei farbenempfindende Nervenfasern, also rothempfindende, grünempfindende und violettempfindende Fasern anzunehmen. Werden alle drei Fasergattungen gleichmässig erregt, so entsteht die Empfindung des Weiss. Wird die Netzhaut von rothem Licht getroffen, so werden vorzugsweise die rothempfindenden Fasern erregt, bei grünem Licht vorzugsweise die grünen und bei violettem Licht vorzugsweise die violettempfindenden Fasern. Wie durch Mischung zweier dieser Grundfarben in verschiedenem Verhältnisse sich die anderen Farben herstellen lassen, ebenso kommt die Empfindung der übrigen Farben ausser den Grundfarben dadurch zu Stande, dass die Erregung dieser drei grundempfindenden Nervenfasern in ungleicher Stärke stattfindet, sich mit einander zur Empfindung der entsprechenden Mischfarbe combinirt.

Die rothempfindenden Elemente sind in der Netzhaut nicht überall vorhanden und scheinen am äussersten Rande der Netzhaut, nach der Ora serrata hin, zu

fehlen. Denn hält man ein rothes Object, z. B. eine Stange Siegellack seitwärts hinter dem Gesichtsfeld und bringt es, während das Auge gradeaus blickt, langsam nach vorn, bis es eben am äusseren (temporalen) Rande des Gesichtsfeldes bemerkbar wird, so erscheint es schwarz und wird erst als roth erkannt, wenn man es noch weiter vorwärts bewegt. Violett und Grün erkennt man dagegen am Rande des Gesichtsfeldes gut. Pathologisch kann sich dieser Zustand mangelnder Rothempfindlichkeit, wie er normal an den Netzhauträndern besteht, über die ganze Netzhaut ausbreiten und führt dann zu der Rothblindheit (von Dalton [1798] zuerst studirt und daher auch als „Daltonismus" bezeichnet), die etwa bei 3 pCt. der Menschen sich findet und zwar seltsamer Weise bei Männern reichlich 10mal häufiger als bei Weibern. Solche Individuen verwechseln Roth mit Grün und Gelb; im Spectrum unterscheiden sie hauptsächlich Gelb und Blau und, da sie das Roth nicht sehen, so erscheint ihnen das Spectrum verkürzt.

An jeden Zapfen treten je drei Nervenfasern heran, von denen jede durch Licht von bestimmter Wellenlänge erregt wird; nur vom weissen Licht werden alle drei Fasergattungen gleichmässig erregt. Das Sehen verschiedener Farben besteht also in nichts Anderem als in der Erregung jener verschiedenen Fasergattungen des Sehnerven. Die Erregung der Enden der Sehnervenfasern hat nur darin etwas Specifisches, dass sie vermöge eigenthümlich entwickelter Endorgane durch die Lichtwellen des Aethers erfolgt; diese bilden den adäquaten Reiz.

Subjective Gesichtsempfindungen auf Reizung des Sehnerven und der Netzhaut. Die Retina selbst wie der Sehnervenstamm kann auch durch anderweitige mechanische oder electrische Reize erregt werden, und diese Erregung hat dann Gesichtsempfindungen zur Folge. Ein örtlich beschränkter Druck erzeugt eine beschränkte Lichterscheinung, ein Druckbild oder Phosphen.

Uebt man an einer beliebigen circumscripten Stelle des Bulbusumfanges einen Druck aus, so sieht man einen Lichtblitz, einen feurigen Kreis auftauchen (Newton's Druckfigur). Uebt man im Dunkeln einen Druck auf den ganzen Bulbus gleichmässig aus, so hat man den prachtvollsten blendendsten Farbeneindruck; beim Schlagen in's Auge sieht man Funken sprühen. Wirft man im Dunkeln die Augen mit Lebhaftigkeit seitwärts, so sieht man zwei Kometenschweife im Sehfeld; das rührt daher, dass die Sehnerven, die nach innen, nasalwärts von der Augenaxe angeheftet sind, bei starker Rotation des Bulbus nach aussen gewissermassen zu kurz sind und daher eine Zerrung erleiden, deren Folge die Lichterscheinung ist. Aehnliche plötzliche lebhafte Licht- und Farbenempfindungen haben Individuen, denen bei der Ausschälung des Auges wegen krankhafter Zustände der Sehnerv durchschnitten wird. Bei geschlossenen Augenlidern sieht man in dem dunklen Gesichtsfeld eine äusserst schwache unregelmässige Erleuchtung mit einzelnen wandelnden helleren Lichtflecken oder Lichtstreifen auftreten, das sog. Eigenlicht der Netzhaut, wahrscheinlich bedingt durch die intraoculare Spannung, welche einen fortwährenden Druck und damit eine leichte mechanische Reizung auf die Netzhaut ausübt.

Volta beobachtete zuerst das subjective Augenleuchten auf electrischen Reiz. Bei in dem Sehnerven aufsteigendem Strom sieht man nach Ritter und

Purkinje an der Stelle, welche dem Sehnerveneintritt entspricht, eine hellviolette Scheibe, am hinteren Augenpol einen rautenförmigen dunklen Fleck von einem ebenfalls rautenförmigen gelben Lichtsaum umgeben, in einiger Entfernung davon durch einen dunklen Zwischenraum getrennt noch ein weniger intensives gelbes rautenförmiges Band und endlich an den Grenzen des Sehfeldes einen schwach hellvioletten Schein; bei im Sehnerven absteigenden Strom sieht man die entsprechenden Complementärfarben, es kehren sich die Licht- und Schattenpartien um. Diese Erscheiuung hat man während der Dauer des Stromes; beim Schliessen und Oeffnen des Stromes flackert ein hellerer Blitz auf.

Sehsphäre des Hirns. Es können sich nicht etwa die Lichtwellen zum Gehirn fortpflanzen, sondern nur der dem Nerven eigenthümliche Process der Erregung. Auch der Vorgang der Leitung im Nervenstamm ist durchaus der nämliche, wie bei allen anderen Nerven; er erfolgt nach dem Gesetz der isolirten Leitung (S. 372) ausschliesslich in der Bahn der erregten Nervenfaser bis hinauf nach dem Centrum im Gehirn, wo die Erregung des Sehnerven in eine Gesichtsempfindung umgesetzt wird. Rein centrale Erregung dieses Centrums im Gehirn, sei es im Traum oder bei Hirnkrankheiten oder durch veränderte Blutmischung (Fieberzustand) kann, auch ohne dass ein Licht- oder Farbeneindruck von aussen statthat, subjective Licht- und Farbenempfindung, sog. Gesichtshallucinationen oder Phantasmen, zur Folge haben. Beim Hunde und Affen liegt, wie uns bereits bekannt (S. 419), die Sehsphäre in der Convexität des Hinterhauptlappens. Möglichst vollständige Zerstörung dieser Hirnrindenpartie beiderseits hat vollständige Blindheit, vollständiges Erlöschen aller Gesichtswahrnehmungen zur Folge (totale Rindenblindheit). Pathologische Beobachtungen lehren, dass auch beim Menschen die Sehsphäre im Hinterhauptslappen gelegen ist. Die meisten Säugethiere bis auf das Kaninchen herab zeigen eine Beziehung jeder der beiden Netzhäute zu beiden Sehsphären im Hirn, aber bei verschiedenen Thieren ist das in verschiedenem Grade der Fall. Es findet im Chiasma nn. opticorum nur eine unvollständige Faserkreuzung statt. Das ungekreuzte Faserbündel ist desto grösser, je näher die Thiere dem Menschen kommen (Affe, Hund), doch ist selbst beim Menschen das ungekreuzte Faserbündel noch kleiner als das gekreuzte. Beim Hunde steht jede Netzhaut zum grössten Theil mit der gegenseitigen Sehsphäre und nur zu einem kleinen Theil, nämlich mit ihrer äussersten lateralen Partie mit der gleichseitigen Sehsphäre in Verbindung; etwas grösser ist der mit der gleichseitigen Sehsphäre verbundene Netzhautabschnitt beim Affen und noch grösser beim Menschen. Beim Kaninchen findet sich nur eine ganz geringe Zahl ungekreuzter Fasern. Eine vollständige Kreuzung der Faserbündel hat nur bei den Einhufern (Pferd, Esel) und bei den Vögeln statt. Exstirpation einer Sehsphäre bei Säugethieren hat daher theilweise Blindheit auf beiden Augen zur Folge, und zwar erweist sich die laterale Partie des gleichseitigen und die mediale Partie des gegenseitigen Auges blind, es besteht sog. doppelseitige Hemiopie oder

Hemianopsie (Halbsehen). Ferner hat H. Munk die bedeutsame Erfahrung gemacht, dass, wie jedem Punkt eines gesehenen Objectes auf der Netzhaut ein bestimmter Bildpunkt entspricht, in gleicher Weise ein jeder Punkt der Netzhaut zu einem bestimmten Punkt der Sehsphäre in der Hirnrinde in Beziehung steht, sodass gewissermassen eine Projection der Netzhaut auf die Hirnrinde der Sehsphäre statthat. Mit dem Nachweis einer solchen Beziehung jedes Netzhauttheiles zu einem bestimmten Theil der Sehsphäre ist das anatomische Substrat für die sog. Localzeichen der Gesichtsempfindungen (rechts, links, oben, unten) geliefert.

Farbige Nachbilder. Wie infolge des nur allmäligen Abklingens der Netzhauterregung sich Nachbilder einstellen, so treten, wenn intensives und länger andauerndes farbiges Licht die Netzhaut reizt, auch farbige Nachbilder auf, und zwar ist das Nachbild, das auf einfacher Nachwirkung der Erregung beruht, mit dem Object gleichfarbig „positiv". Häufig erscheint das Nachbild in der complementären Farbe des Objects, besonders wenn wir z. B. nach langem Anschauen eines farbigen Objects unsern Blick auf eine weisse Fläche richten. Solche Nachbilder bezeichnet man als „negative". Sie kommen dadurch zu Stande, dass die durch die primäre Farbe angesprochenen Netzhautelemente ermüden; wenn alsdann weisses Licht einwirkt, also alle drei grundempfindenden Fasern in gleicher Stärke erregt werden, so greift dieser Reiz vorwiegend die beiden anderen, primär nicht erregten grundempfindenden Fasern an, daher nun die Complementärfarbe hervortritt. Auch sehr intensives weisses Licht lässt farbige Nachbilder auftreten, nur dass hier die Farben in ziemlich regelmässiger Folge mit einander abwechseln, das sog. „Abklingen der Farben", das vermuthlich darauf beruht, dass die Nachwirkung der grundempfindenden Fasern verschieden lange anhält. Die negativen farbigen Nachbilder bezeichnet man wohl auch als „successiven Contrast".

Unter Irradiation des Lichts versteht man die Farbenzerstreuung, welche an den Rändern heller Gegenstände statthat und die zur Folge hat, dass uns helle Objecte z. B. ein weisses Quadrat auf dunklem Grunde grösser erscheint, als ebenso grosse dunkle Objecte z. B. ein schwarzes Quadrat auf hellem Grund. Man hat früher geglaubt, dass diese Erscheinung auf einer Ausbreitung des Lichteindrucks beruht, indem die Erregung der Netzhaut gewissermassen über die Grenzen der direct erregten Partie hinübergriffe. Nach v. Helmholtz beruht die Erscheinung indess auf fehlerhafter Accommodation, daher die Bilder am Rande in Zerstreuungskreisen, also mit verwaschenen Rändern erscheinen, und diese Zerstreuungskreise haben zur Folge, dass am Rande eines hellen Netzhautbildes sich das Licht über den Bildrand hinaus verbreitet. Aus eben demselben Grunde erscheinen enge Löcher oder Spalten, wenn sie erleuchtet werden, grösser als sie in Wirklichkeit sind.

Entoptische Erscheinungen. Man versteht darunter Gesichtsempfindungen, welche nicht auf leuchtende Objecte der Aussenwelt, sondern auf Beschattung der Netzhaut durch Gegenstände des Augeninneren zurückzuführen sind. Eine derselben, die Purkinje'sche Aderfigur, kennen wir bereits (S. 517). Wie es dort die von den Gefässen der erleuchteten Netzhaut auf die dahinter liegende Stäbchen- und Zapfenschicht geworfene Schattenfigur ist, welche uns in-

mitten der übrigen erleuchteten Netzhaut zur Wahrnehmung kommt, so können ebenso andere Undurchsichtigkeiten der Augenmedien von der Hornhaut bis zum Glaskörper durch den von ihnen auf die Netzhaut geworfenen Schatten zu entoptischen Erscheinungen führen. Am bekanntesten sind in dieser Hinsicht die sog. fliegenden Mücken, Mouches volantes, schwarze fadenförmige und rosenkranzähnliche Figuren von den mannigfachsten Formen, welche theils mit dem Auge, theils unabhängig von ihm sich auf- und abbewegen und dabei ihre Gestalt verändern. Sie beruhen auf Undurchsichtigkeiten des Glaskörpers und haben möglicher Weise in den Resten der embryonalen Capillargefässe des Glaskörpers, die nach der Geburt obliteriren, ihren Grund. Störend machen sich diese entoptischen Erscheinungen besonders beim Microscopiren geltend, doch wird man ihrer auch beim Sehen gegen eine helle Fläche oder den bedeckten Himmel gewahr. Bei ältlichen Leuten kann man häufig solche Trübungen der Augenmedien mittels des Augenspiegels erkennen.

Gesichtswahrnehmungen.

Projection der Gesichtsempfindungen nach aussen. Ein jeder Netzhauttheil steht zu einem bestimmten Theil der Sehsphäre in der Hirnrinde in Beziehung (S. 525). So kommt es, dass zugleich mit jeder Gesichtsempfindung und unablöslich von ihr gewissermaassen das Bild derjenigen Netzhautstelle, die durch den Lichtreiz erregt worden ist, uns zum Bewusstsein gelangt. Nun lehren uns aber tausendfältige von Jugend auf gemachte Erfahrungen, unterstützt durch die Controle anderer Sinnesempfindungen, insbesondere der Gefühlsempfindungen der Haut (Tasten), dass jedesmal, wenn wir eine Gesichtsempfindung erhalten, dieselbe hervorgerufen wird durch ausserhalb unseres Auges befindliche Objecte. Umgekehrt schliesst nun die Psyche, dass, wenn eine solche Empfindung zu Stande kommt, die Ursache derselben ausserhalb unseres Körpers gelegen ist, und so wird durch die Macht der Erfahrung und Gewohnheit jeder Gesichtseindruck von uns unwillkürlich nach aussen verlegt, peripher localisirt (S. 462). Da jeder Punkt der Sehsphäre einem bestimmten Netzhautpunkt entspricht, so projicirt gewissermaassen jeder Punkt der Netzhaut seinen Bildpunkt nach aussen und zwar jedesmal in die Verlängerung der Richtungslinien (Sehstrahlen) des Netzhautbildes. Als solche bezeichnet man (S. 499) diejenige Linie, welche vom leuchtenden Punkt durch den Knotenpunkt des Auges nach der Netzhaut zieht. Die Projection erfolgt durch den Knotenpunkt des Auges hindurch nach aussen in die Richtung des Lichteindrucks, und daher sehen wir auch die Gegenstände aufrecht, obwohl die Bilder auf der Netzhaut umgekehrt sind. Vermöge dieser Macht der Gewohnheit werden auch subjective Gesichtsempfindungen, die entoptischen Erscheinungen, ferner die Gesichtsempfindungen, welche durch mechanische oder electrische Reizung der Netzhaut oder des Sehnerven zu Stande kommen, sowie die durch centrale Erregung des Sehcentrum im Hirn (Hallucinationen,

Phantasmen [S. 525]) hervorgerufenen Gesichtsempfindungen objectivirt, nach aussen verlegt. Als Gesichtsfeld bezeichnet man diejenige vor unseren Augen gelegene Ebene, in welche hinein wir die durch Lichteindrücke hervorgerufenen Gesichtsempfindungen projiciren. Finden keine Lichteindrücke statt, so erscheint uns das Gesichtsfeld schwarz.

Augenbewegungen. Für die Schätzung und Deutung der Gesichtswahrnehmungen im Raum kommen in erster Linie die Augenbewegungen in Betracht. Der Augapfel, den wir annähernd einer Kugel gleichsetzen können, besitzt eine sehr grosse Beweglichkeit innerhalb der kegelförmigen oder pyramidalen Augenhöhle. In ein reiches Fettpolster gehüllt, kann er sich durch Contraction der sich an ihn anheftenden Augenmuskeln, wie eine Kugel in der Pfanne, in allen drei Dimensionen bewegen, und diese Beweglichkeit findet nur ihre Hemmung in den Widerständen, die durch die Spannung der antagonistischen Muskeln und durch die Dehnung des an den Augapfel angehefteten Sehnervenstammes gesetzt werden. Zum besseren Verständniss der Bewegungen denken wir in das Auge hinein ein festes Coordinatensystem gelegt. Unter der (optischen) Augenaxe oder Drehungsaxe des Auges versteht man (S. 496) diejenige Gerade, welche vom Scheitel der Hornhaut durch den Knotenpunkt zum Augenhintergrund, etwas nach oben und innen von der Fovea centralis zieht; sie bildet zugleich die Axe des centrirten optischen Systems der brechenden Flächen des Auges; ihre Endpunkte an der Hornhaut und am Augenhintergrund heissen die Pole; die durch die Augenaxe gelegte Ebene heisst Meridianebene und der dieser Ebene entsprechende grösste Kreis: Meridian. Die im Mittelpunkt der Augenaxe auf ihr senkrecht, also bei sagittal und parallel gedachten Augenaxen frontal gelegte Ebene heisst Aequatorialebene und der ihr entsprechende grösste Kreis: der Aequator. Der verticale Durchmesser des Aequators heisst Höhenaxe und der horizontale die Queraxe des Auges. Die Sehaxe, die Richtungslinie des Hauptstrahls eines fixirten Punktes, welche von der Fovea centralis durch den Knotenpunkt nach der Hornhaut zieht, bildet mit der Augenaxe einen Winkel von 4—7°. Der Drehpunkt des Auges liegt nach Donders auf der Augenaxe etwa 13,6 Mm. vom Hornhautscheitel entfernt, also 2,2 Mm. über den Mittelpunkt des Auges hinaus. Da der fixirte Punkt auch Blickpunkt heisst, so bezeichnet man die Verbindungslinie zwischen Blickpunkt und Drehpunkt, also die Grade, die von dem fixirten Punkt durch den Drehpunkt nach der Fovea centralis geht, als Blicklinie und die durch die Blicklinie gedachte Ebene als Blickebene.

Stehen beide Augenaxen parallel und sagittal, sodass die Queraxen in einer geraden Linie liegen, so haben wir diejenige Stellung, von der aus wir Bewegungen machen können, ohne dass eine Drehung der Augen um ihre Sehaxen erfolgt, deshalb heisst sie auch Primärstellung der Augen. Aus dieser Stellung kommen ohne Veränderung der Blickebene durch einfache Drehung um die Höhenaxe die seit-

lichen Abweichungen der Augen lateral- oder medianwärts (Convergenz- und Divergenzbewegungen der Sehaxen) zu Stande, ebenso durch Drehung um die Querachse die Erhebung und Senkung der Blicklinie. Man bezeichnet diese Bewegungen um die Höhen- und Queraxe als Secundärstellung der Augen. Geschehen mit den Drehungen um die Axen der Aequatorialebene zugleich Drehungen um die Sehaxe im Sinne des Uhrzeigers oder in entgegengesetzter Richtung, also Veränderungen der Blickebene, so sind dies die Tertiärstellungen. Man bezeichnet die Drehungen um die Sehaxe auch als „Raddrehungen".

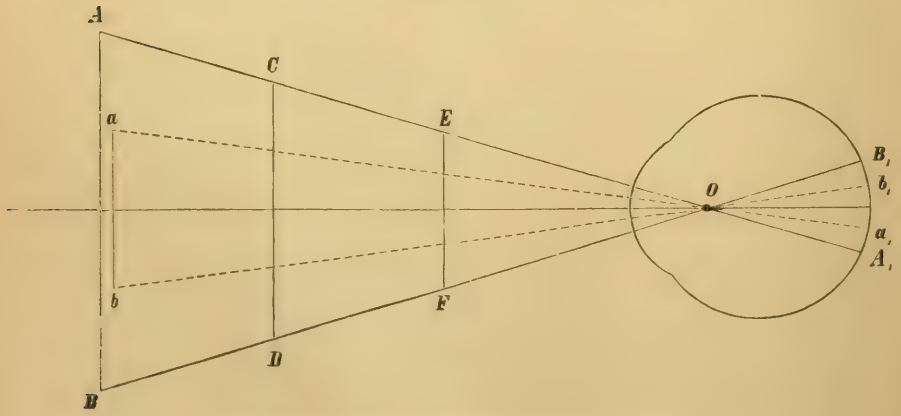
Die Augenmuskeln, welche mit Ausnahme des Obliq. inf. an der Spitze der pyramidalen Augenhöhle rings um das Foramen opticum entspringen und sich an die Sclerotica 2—3 Linien vom Hornhautrand entfernt ansetzen, bilden drei Paare antagonistischer Muskeln und zwar M. rectus sup. und inf., obliquus sup. und inf., rectus int. und ext. Wegen ihres schrägen Verlaufs von ihrem Ursprung am For. optic. zum Augapfel drehen der Rectus sup. den Bulbus oder, was deutlicher und direct zu beobachten ist, den Hornhautscheitel nach oben und innen (nasalwärts), der Rectus inf. nach unten und innen. Der Obliq. inf. wickelt sich, das Auge von innen und unten nach oben und aussen umgreifend, beinahe um das Auge herum; er dreht das Auge nach oben und aussen (temporalwärts), der Obliq. sup., welcher erst durch die Rolle in der Nähe des oberen Augenhöhlenrandes tritt und dann schief nach hinten und aussen verläuft, nach unten und aussen. Der Rectus ext. dreht das Auge rein nach aussen, der Rectus int., der sich etwas näher dem Hornhautrand ansetzt, rein nach innen. Darus folgt, dass zur senkrechten Erhebung der Blicklinie der Rect. sup. und Obliq. inf. und zur senkrechten Senkung Rect. inf. und Obliq. sup. zusammenwirken müssen. Die seitlichen Abweichungen der Blicklinie nach innen resp. aussen bewerkstelligt der Rectus int. resp. ext.

Fixiren wir einen Gegenstand, so schneiden sich beide Sehaxen in dem Fixationspunkt; der so von den Sehaxen gebildete Winkel heisst Convergenzwinkel. Derselbe wird um so kleiner, je entfernter der Gegenstand ist. Blickt man in unendliche Ferne, so stehen die Sehaxen parallel, der Convergenzwinkel ist = 0. Die Accommodation des Auges hält gleichen Schritt mit dem Convergenzwinkel. Beim Fixiren stellen wir nicht allein die Sehaxen so, dass das Object sich auf dem gelben Fleck abbildet, sondern wir accommodiren zugleich so, dass das Object ein deutliches Bild auf dem gelben Fleck entwirft, es besteht somit zwischen dem Rectus int. und ext., die den Convergenzwinkel beherrschen, indem jener die Augenaxen convergent, dieser sie divergent, ja parallel zu machen strebt, und dem Mechanismus der Accommodation eine Association. Sobald wir beim Fixiren unendlich entfernter Objecte die Augenaxen parallel stellen, bleibt der Accommodationsapparat in Ruh. Da zugleich mit der Accommodation auch Pupillenverengerung verbunden ist, so wird jedesmal, wenn wir die Augenaxe nach innen drehen, also der Convergenz-

winkel kleiner wird, auch die Pupiller enger. Es besteht also eine Association zwischen der Thätigkeit des Tensor chorioideae, Rectus int. und Sphincter pupillae, welche auf einer innigen centralen Verknüpfung der zu ihnen tretenden Fasern des Oculomotorius beruht. Vermöge eigenthümlicher Innervationsvorrichtungen für beide Augen können beide zu gleicher Zeit nur gehoben oder gesenkt, nicht aber gleichzeitig das eine gehoben und das andere gesenkt werden; stets müssen beide Sehaxen (oder Visirlinien) in einer Ebene (Visirebene) liegen. Ebenso wenig können beide Sehaxen divergent gemacht werden, es herrscht somit auch eine Association zwischen dem Rectus ext. des einen und Rectus int. des anderen Auges. Auch eine gleichzeitige Raddrehung beider Augen in entgegengesetzter Richtung ist ausgeschlossen. Pathologische Störungen dieser eigenthümlichen Vorrichtungen führen zu abnormen Stellungen, die man als Strabismus, Schielen bezeichnet. Man unterscheidet Strabismus convergens, wobei auch beim Sehen in die Ferne die Sehaxen, anstatt parallel zu stehen, einander zugeneigt sind (S. 431), von dem Strabismus divergens, wobei die Sehaxen divergiren, also sich hinter dem Auge schneiden würden (S. 430).

Sehwinkel. Wie uns bekannt, bilden sich auf der kugelschalenförmigen Netzhaut die leuchtenden Objecte flächenhaft ab und zwar mit dem Vorzug gegenüber der photographischen Dunkelkammer, dass alle Theile dieses flächenhaften Bildes, die Mitte wie die Seitentheile, gleich deutlich entworfen werden (S. 501). Es kann somit die Ausdehnung eines Objectes nach Höhe und Breite nach der Höhe und Breite seines Bildes beurtheilt werden. Die scheinbare Grösse des Bildes (Fig. 70) auf der Netzhaut ist von dem Sehwinkel abhängig, demjenigen Winkel, welchen die von den äussersten Punkten des leuchtenden Objects z. B. A B durch den Knotenpunkt des Auges gezogenen Richtungsstrahlen A O A, und B O B, mit einander bilden.

Fig. 70.



Schätzung der Grösse und Entfernung aus dem Sehwinkel.

Nun können aber bei gleichem Sehwinkel die Gegenstände, welche ein gleich grosses Bild auf der Netzhaut entwerfen, eine je nach der Entfernung, in der sie sich vom Auge befinden, verschiedene wirkliche Grösse besitzen. Sowohl A B als C D als E F entwerfen auf der Netzhaut ein gleich grosses Bild B, A,. Dagegen entwirft a b, obgleich genau so gross als E F, auf der Netzhaut ein kleineres Bild als E F, B, A, > b, a,, und zwar verhält sich die Grösse des Netzhautbildes bei gleich grossen Objecten umgekehrt proportional deren Entfernungen vom Auge. Es fragt sich nun, welchen Anhaltspunkt haben wir zur Beurtheilung von dem Abstande des leuchtenden Objectes vom Auge, oder mit anderen Worten, wie erkennen wir beim Sehen mit nur einem Auge neben der Grösse und Breite auch die dritte Dimension, die Tiefe? Sind die gesehenen Gegenstände z. B. Menschen, Thiere, Bäume etc. in ihrer absoluten und ihrer scheinbaren Grösse (d. h. der Grösse ihres Netzhautbildes bei mittlerem Abstand vom Auge) uns bekannt, so reicht dies aus, die Entfernung der resp. Gegenstände abzuschätzen; denn je näher der Gegenstand dem Auge ist, desto grösser ist das Netzhautbild, und je entfernter, desto kleiner.

Die Abnahme der scheinbaren Grösse, die perspectivische Verkürzung eines Objects mit zunehmender Entfernung vom Auge, wird in gleicher Weise bei der flächenhaften Darstellung der Malerei zur Anschauung und Versinnlichung der Tiefendimension verwerthet. Ein einziges Auge kann aber die Entfernung eines Gegenstandes, wenn auch nur unsicher und innerhalb weiter Grenzen, abschätzen, ohne dessen absolute Grösse zu kennen. Einmal wissen wir aus Erfahrung, dass die Lichtstärke eines Objects mit der Entfernung vom Auge abnimmt; ferner ziehen wir aus den verschiedenen Färbungen, welche Gegenstände annehmen, wenn sie durch verschiedene Luftschichten hindurch ihre Strahlen gehen lassen, aus der sog. Luftperspective, einen Schluss auf die Entfernung derselben. Handelt es sich um unendlich entfernte Objecte, so helfen wir uns durch kleine Bewegungen des Kopfes. Je nach der Grösse, um welche sich bei Bewegung des Kopfes, also auch indirecter Bewegung des Auges sich das Bild des Objects gegen andere gleichzeitig gesehene verschiebt, beurtheilen wir, welches von den Objecten das Nähere ist.

In grösserer Nähe, wo zum Zweck des deutlichen Sehens der Accommodationsapparat in Thätigkeit gesetzt wird und zwar um so stärker, je näher der Gegenstand, wird das Auge sich des Muskelgefühls bei der Accommodation bewusst und schliesst aus der Grösse der Anstrengung, die der Accommodationsmuskel machen muss, um ein deutliches Bild auf der Netzhaut entstehen zu lassen, ob ein Object dem Auge näher oder entfernter ist als ein anderes. Da indess für die Accommodation über mässige Entfernungen hinaus nur ein geringer Unterschied besteht, so ist dieses Hülfsmittel für grössere Entfernungen wenig ergiebig.

Aus der Schätzung der Entfernung, also der Tiefendimension gelangen wir auch beim Sehen mit einem Auge im Verein mit den durch das Netzhautbild selbst gegebenen beiden anderen Dimensionen der Objecte, Grösse und Breite, zur Kenntniss des Raumes. Man

bezeichnet diese Fähigkeit des Auges die drei Dimensionen der Objecte zu erkennen, wohl auch als Raumsinn der Augen.

Binoculares Sehen. Aber diese Schätzung der Tiefendimension mit einem Auge ist nur eine indirecte und unterliegt grossen Täuschungen. Bei weitem sicherer und schärfer wird die Fähigkeit der Erkennung des Raumes beim Sehen mit beiden Augen. Beim Fixiren eines Gegenstandes schneiden sich die beiden Sehaxen in dem fixirten Punkt (S. 529), oder mit anderen Worten: wir projiciren die auf beiden Netzhäuten erhaltenen deutlichen Bildpunkte nach aussen an den Ort, wo sich beide Sehaxen schneiden. Dadurch ist also die Entfernung des leuchtenden Punktes für unser Auge gegeben. Auch hier verwerthen wir das Muskelgefühl, dessen wir uns bei der zum deutlichen Sehen erforderlichen Thätigkeit der den Convergenzwinkel beherrschenden Mm. recti int. und des Accommodationsapparats bewusst werden, zu einem Schluss über die absolute Entfernung des Gegenstandes. Da nun aber die Convergenz der Sehaxen beim Fixiren sehr entfernter Gegenstände nur eine minimale Veränderung erfährt, so ist die Unterscheidung der Entfernung im Allgemeinen um so weniger genau, je weiter entfernt die leuchtenden Objecte sind.

Beim Betrachten naher Gegenstände bietet das Sehen mit zwei Augen ein wesentliches Mittel zur richtigen Schätzung der Entfernungen. Mit dem rechten Auge sehen wir einen nahen Gegenstand auf einen anderen Punkt des Hintergrundes projicirt als mit dem linken, und dieser Unterschied wird um so bedeutender, je näher der Gegenstand an das Auge heranrückt. Während es leicht ist, eine Nähnadel einzufädeln, so lange man mit beiden Augen sieht, ist dies äusserst schwierig, wenn man ein Auge schliesst.

Die Schätzung der Lage im Raum, der Grösse und Entfernung der Gegenstände wird allmälig durch die Erfahrung gewonnen und kann, wie alle Schätzungen, welche wir auf Grund der Sinnesempfindungen machen, durch Uebung vervollkommnet werden. Indess unterliegen wir in dieser Hinsicht nicht selten grossen Täuschungen, insbesondere wo es sich um einigermassen grössere Entfernungen handelt. Auch unsere Schätzung der Lage von Gegenständen ist unter Umständen selbst für sehr grosse Nähe täuschend. Zeichnet man drei einander genau parallele Linien (Fig. 71) auf's Papier, so genügt es, wie Zöllner beobachtet hat, die ein-

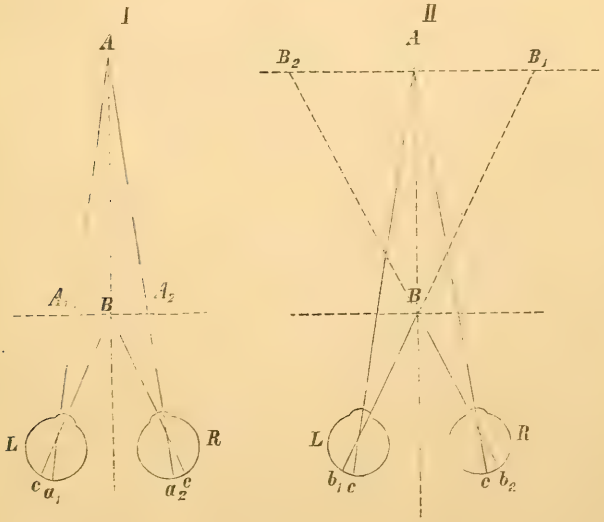
Fig. 71.

Zöllner's Liniensysteme.

zelnen Parallellinien von kurzen schrägen mit einander convergirenden Strichen zu durchziehen, um sofort den Eindruck zu erhalten, als wären die vorher parallelen Linien nunmehr con- resp. divergent.

Einfach- und Doppelsehen. Jedesmal, wenn wir (Fig. 72, I) einen nahen Gegenstand B deutlich (und einfach) sehen, erscheinen uns entfernte Gegenstände, wie A, doppelt und undeutlich; wir sehen zu beiden Seiten von B noch A undeutlich, etwa wie A_1 und A_2; und jedesmal wenn wir (Fig. 72, II) einen entfernten Gegenstand A

Fig. 72.

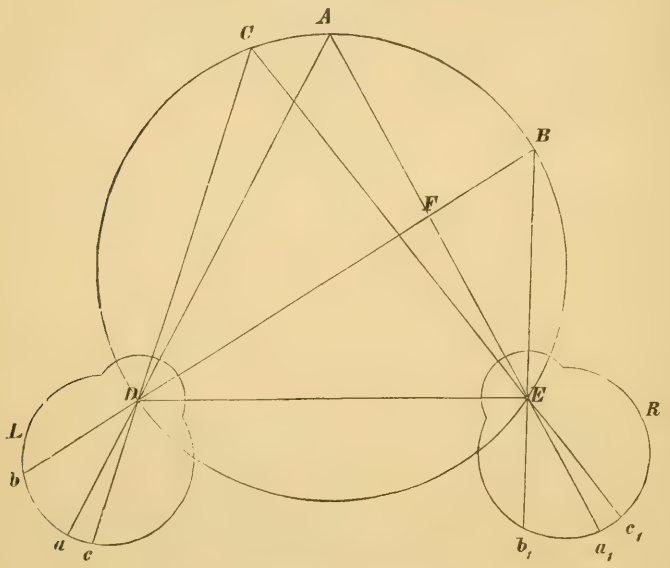


Doppelsehen mit nicht correspondirenden Netzhautstellen.

scharf sehen, erscheint uns ein naher Gegenstand B doppelt und undeutlich, wie B_1 und B_2. Es kann dies offenbar nur dadurch geschehen, dass die Erregungen bestimmter zusammengehöriger Punkte beider Netzhäute in der Psyche mit einander einheitlich verschmelzen. Solche Stellen in beiden Netzhäuten, welche die Eigenschaft haben, dass die auf ihnen stattfindenden Eindrücke mit einander einheitlich verschmelzen, nennt man identische oder correspondirende Netzhautstellen. Es ergibt sich nun, dass alle diejenigen Punkte beider Netzhäute correspondiren, welche von den Stellen des deutlichsten Sehens, dem gelben Fleck, aus symmetrisch gelegen sind. Legt man also zwei Netzhäute mit ihren Stellen des deutlichsten Sehens (gelber Fleck) genau aufeinander, so sind alle sich deckenden Netzhautpunkte identisch. In Fig. 72, I liegt a_1 rechts, a_2 links von c, den Punkten deutlichsten Sehens, sie sind also nicht identisch, daher sehen wir A doppelt; ebenso liegt b_1 links, b_2 rechts von c, den Punkten deutlichsten Sehens, also sind sie nicht identisch,

und deshalb sehen wir B doppelt. Den Inbegriff aller der Punkte im Raum, welche bei einer bestimmten Augenstellung (z. B. convergenter Secundärstellung) einheitlich gesehen werden können, heisst Horopter (Fig. 73) d. i. Sehgrenze.

Fig. 73.



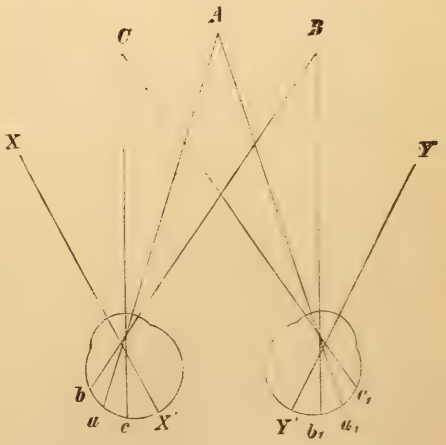
Horopter des Menschen.

Der Horopter des Menschen setzt sich zusammen aus einem Kreis, der durch den Fixirpunkt und zugleich die Knotenpunkte D und E beider Augen geht, und der Verticalen, welche im Fixirpunkt senkrecht auf die Kreisfläche errichtet wird. Es lässt sich zeigen, dass alle Punkte des Umfangs dieses Kreises auf correspondirenden Netzhautstellen sich abbilden. Es sind nämlich die Winkel C D A und C E A gleich als über demselben Kreisbogen C A errichtete Peripheriewinkel. Da nun c D a und c_1 E a_1 die zugehörigen Scheitelwinkel sind, so sind auch diese einander gleich, folglich ist a c = a_1 c_1. Ebenso sind die Winkel C D B und C E B einander gleich als Peripheriewinkel, folglich auch die zugehörigen Scheitelwinkel b D c und b_1 E c_1, somit b c = b_1 c_1, also sind a und a_1, b und b_1, c und c_1 identische Netzhautpunkte. Befindet sich der Fixationspunkt dagegen in der Unendlichkeit, sodass die beiden Sehaxen einander parallel und gradeaus gerichtet sind, so liegt die Horopterebene nach v. Helmholtz etwa 5 Fuss unter der Visirebene; es bildet dann der Fussboden die Horopterfläche.

Die Stellung der Augen zu einander variirt in der Thierwelt innerhalb weiter Grenzen. Schon von Johannes Mueller (1826) liegen Untersuchungen über die Divergenz der Sehaxen bei den Thieren vor, welche 50 Jahre später von Grossmann und Mayerhausen

erweitert worden sind. Die Augenaxen des Menschen laufen so gut wie parallel, sodass die Ebenen der Augenhöhlenränder einen Winkel von fast 180° bilden, ähnlich ist es beim Orang-Utang, während beim Pavian (Cynocephalus) die Orbitalrandebenen nur einen Winkel von 155° bilden, die Augenaxen also um 25° divergiren. Beim Wolf und bei der Katze ist schon eine Divergenz der (nach vorn verlängert gedachten) Augenaxen von 40 resp. 45° vorhanden (die Ebenen der Augenhöhlenränder stehen hier um 80 resp. 110° gegen einander), noch beträchtlicher bei Hunden (56°), besonders Bulldoggen, weiter nimmt die Divergenz der Augenaxen gradatim beim Schwein (60 bis 70°), Schaf (90°), Rind (100°), Pferd (120°) zu, beim Kaninchen beträgt der Divergenzwinkel (150—170°) (der Winkel der Ebenen der Augenhöhlenränder 30—40°). Noch weiter herab in der Thierreihe stehen die Augen seitlich, dann kann ein Object mit beiden Augen nicht mehr gleichzeitig gesehen werden. Entsprechend der abnehmenden Divergenz der Augenaxen nimmt die Grösse des, beiden Augen gemeinschaftlichen Gesichtsfeldes vom Menschen bis zum Kaninchen herunter mehr und mehr ab. Bei seitlich stehenden Augen können sich die Augenaxen gegen den fixirten Punkt nicht mehr schneiden. Die Stelle des deutlichsten Sehens liegt immer an der Aussenseite der Netzhaut, und zwar desto mehr temporalwärts, je mehr die Augen divergiren. Betrachten Thiere (Fig. 74 entspricht den Augen des Hundes) einen Gegenstand A, der in der Richtung der Axe des Körpers liegt, so fällt das Bild desselben in beiden Augen auf den äusseren Theil der Netzhaut, wie a und a,, diese Stellen müssen identische sein. Die Sehaxen Aa und Aa, sind hier nicht identisch mit den Augenaxen XX, und YY,. Soll ferner das vor ihm liegende Object B einfach gesehen werden, so muss b und b, wieder identisch sein, und ebenso gilt dies für Object C. Es liegen von den Stellen des deutlichsten Sehens a und a, aus die identischen Punkte b und b,, c und c, auch symmetrisch. Legt man zwei Netzhäute solch' divergenter Augen mit ihren Stellen des deutlichsten Sehens genau auf einander, so fallen auch die identischen Punkte zusammen.

Fig. 74.

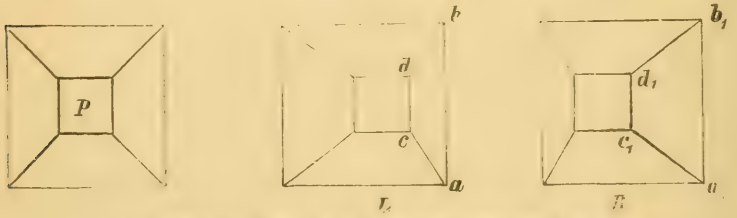


Horopter der Thiere.

Körperliches Sehen. Für punktförmige lineare und flächenhafte Objecte kann man danach verstehen, dass beim Fixiren derselben alle Punkte des leuchtenden Objectes auf entsprechende iden-

tische Netzhautstellen fallen, also ganz congruente Netzhautbilder entworfen werden und dadurch vermöge dieser anatomischen Einrichtungen die Eindrücke beider Augen an eine und dieselbe Stelle des Raumes, nämlich in den Schnittpunkt der Richtungsstrahlen beider Augen projicirt werden, sodass auf diese Weise die Verschmelzung beider Eindrücke zu einem einheitlichen zu Stande kommt. Anders ist es aber, wenn es sich um körperliche Objecte handelt. Vermöge der verschiedenen Stellung, welche beide Augen im Kopf einnehmen, betrachtet jedes Auge einen Körper, so zu sagen, von einem anderen Standpunkt aus, daher beide Augen von den körperlichen Objecten ein verschiedenes perspectivisches Bild erhalten. Betrachten wir z. B. eine abgestumpfte Pyramide (Fig. 75), welche mit der abgestumpften

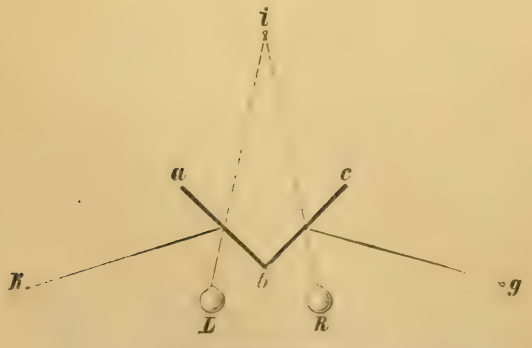
Fig. 75.



Aufsicht der Pyramide **P** für das rechte und linke Auge.

Fläche uns zugewandt ist, so hat das rechte Auge auf die rechte Seite des Objects eine stärkere Aufsicht, das linke auf die linke Seite. Das rechte Auge erhält daher ein Bild wie R, das linke wie L. Offenbar können hier bei der Incongruenz beider Netzhautbilder entweder allein die Bilder der Grundfläche auf identische Netzhautstellen fallen, dann erscheint die vordere abgestumpfte Fläche doppelt, oder letztere fallen auf identische Netzhautstellen, dann erscheinen die Grundflächen doppelt. Dennoch verschmelzen beide incongruente Bilder zu einem einheitlichen körperlichen Eindruck. Wie ist dies zu erklären? Wheatstone verfiel auf den glücklichen Gedanken, von einem körperlichen Object zwei verschiedene Abbildungen herzustellen genau so, wie sie der Ansicht entsprechen, welche jedes der beiden Augen von dem Object erhält. Dieser Gedanke führte ihn zur Construction seines Spiegelstereoskops (Fig. 76).

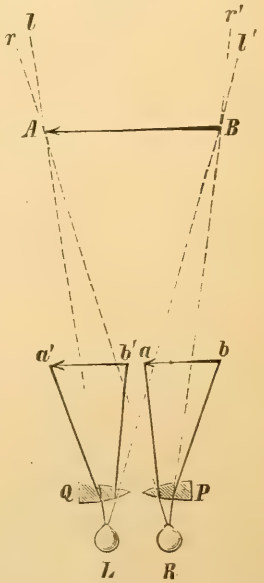
Fig. 76.



Spiegelstereoskop.

Schaut man mit dem linken Auge L in einen Planspiegel a b und mit dem rechten R in einen zweiten Spiegel b c (die beiden Spiegel sind rechtwinklig gegen einander geneigt und ihre Ebene steht vertikal), und bringt man seitlich an den Spiegeln die beiden Zeichnungen an, welche der Ansicht eines Körpers von je einem Auge aus gesehen entsprechen (in der Fig. die Punkte g und k), sodass diese von den Spiegeln reflectirt in's Auge des Beobachters gelangen, so werden dieselben in der Richtung der in's Auge reflectirten Strahlen hinter den Spiegel nach i projicirt. Mit einfachen Linien kann man so die Täuschung plastischer Objecte hervorrufen. Brewster hat dann die Planspiegel durch zwei prismatische Gläser P und Q (Fig. 77) ersetzt; die den Ansichten beider Augen entsprechenden Zeichnungen (die Pfeile a b und a, b,) sind von einander getrennt angebracht. Die von den Objectpunkten a b und a, b, ausgehenden Lichtstrahlen (durch ausgezogene Linien dargestellt) werden durch die Prismen P und Q so gebrochen, dass sie dem Auge in der Richtung der gestrichelten Linien herzukommen scheinen; sie werden daher in A B vereinigt, wohin jedes Auge das in ihm entworfene Bild projicirt, und so verschmelzen beide Eindrücke zu einem körperlichen. Brewster's Prismenstereoskope haben die Spiegelstereoskope vollständig verdrängt. Frick hat weiter gefunden, dass es zur Erreichung des stereoskopischen Eindrucks genügt, wenn die der Aufsicht jedes Auges entsprechenden perspectivischen Zeichnungen durch eine verticale Scheidewand so getrennt werden, dass jedes Auge nur auf die ihm zugehörige Zeichnung blicken kann. Alsdann verschmelzen die in jedem Auge zu Stande kommenden Bilder zu einem einheitlichen und körperlichen Bilde.

Fig. 77.



Prismenstereoskop.

Wenn also incongruente Netzhautbilder im Bewusstsein trotzdem zu einem einheitlichen Bild vereinigt werden, so hat man zugleich den Eindruck des Körperlichen. Sind umgekehrt körperliche Objecte vom Auge so weit entfernt, dass beide Augen beim Fixiren derselben kein unter einander verschiedenes Bild erhalten, so erzeugen sie in uns nur den Eindruck des Flächenhaften, so die Sterne, der Mond.

Zur Erklärung des stereoskopischen Sehens hat Brücke die Theorie aufgestellt, dass die beiden Augenaxen beständig hin und her schwanken zwischen derjenigen Stellung, welche nöthig ist, um z. B. in Fig. 75 (S. 536) die vordere abgestumpfte Fläche, und derjenigen, welche nöthig ist, um die Grundfläche der Pyramide einfach und deutlich zu sehen; auf diese Weise solle der Körper gewissermassen mittels der Augenaxen abgetastet werden; man erhält kurz hinter einander

den Eindruck der Grundfläche und der abgestumpften Fläche und combinirt beide auf Grund eines unbewussten Schlusses zur Pyramide. Indess hat Dove gezeigt, dass man auch beim Licht des electrischen Funkens stereoskopisch sehen kann; nun dauert aber der electrische Funken nach Wheatstone nur ca. ein Millionstel Secunde, während doch das Auge zur kleinsten Bewegung, also zum einmaligen Hin- und Herschwanken nach Volkmann etwa 0,6 Secunde braucht. Folglich kann ein Hin- und Herschwanken der Augenaxen zur Erklärung des körperlichen Sehens nicht angenommen werden. Wahrscheinlich hat man sich die Sache so vorzustellen. Dadurch, dass wir fortwährend Körper sehen, welche beiden Augen verschiedene Bilder darbieten, dadurch, dass wir mittels der Hautempfindungen und -Wahrnehmungen, des sog. Tastsinnes, die Gewissheit erlangen, dass diese unter einander verschiedenen Bilder nur durch einen Körper hervorgebracht werden, sind unsere Augen auf dem Wege der Erfahrung und der Gewöhnung gewissermassen dazu erzogen, die beiden Bilder, die ein Körper darbietet, zu einem einfachen Bilde zu vereinigen, obschon durch keine unbedingte physiologische Nothwendigkeit oder anatomische Einrichtung diese Verschmelzung beider Bilder zu einem bedingt ist, vielmehr ist es ein psychischer Vorgang, der den doppelten Eindruck zu einem einfachen und einheitlichen vereinigt.

Ebenso wie die Wahrnehmung der Tiefendimension hängt das Urtheil über Convexität und Concavität vom stereoskopischen Sehen ab. Gehen wir wieder auf die abgestumpfte Pyramide (Fig. 75) zurück, so erscheint bei der dort gezeichneten Perspective die abgestumpfte Fläche uns näher zu sein als die Grundfläche. Vertauschen wir beide Zeichnungen, sodass nunmehr das rechte Auge die für das linke (L) bestimmte Abbildung erhält und umgekehrt, so scheint uns nun die abgestumpfte Fläche ferner vom Auge als die Grundfläche. Wir erhalten dadurch den plastischen Eindruck, als wäre die Pyramide hohl und wir sähen in eine abgestumpfte hohle Pyramide hinein. In der That entspricht auch die perspectivische Ansicht, welche z. B. das linke Auge von einer hohlen abgestumpften Pyramide erhält, dem Bilde, welche das rechte Auge von einer massiven Pyramide erhält, und umgekehrt. Eine solche durch Verwechslung zweier stereoskopischer Bilder hervorgerufene optische Täuschung nennt man eine „pseudoskopische".

Da wir gewöhnlich mit beiden Augen sehen und beide verschiedene Richtung haben, so erscheint dieselbe Stelle eines spiegelnden Gegenstandes dem einen Auge häufig hell, während sie dem anderen dunkel erscheint. Es decken sich nämlich an der glänzenden Stelle hell und dunkel. Zur künstlichen Erzeugung des Glanzes reicht es, wie Dove gezeigt hat, aus, an einer stereoskopischen Zeichnung die eine Hälfte schwarz zu bemalen, während die andere weiss bleibt; man sieht alsdann eine glänzende Fläche. Die Abwechslung von hell und dunkel in zwei stereoskopischen Bildern führt also zur Empfindung des Glanzes. Ebenso erhält man den Eindruck des Glanzes, wenn von zwei stereoskopischen Bildern das eine roth, das andere blau ist.

Wettstreit der Sehfelder. Hält man vor dem einen Auge ein rothes

vor dem anderen ein blaues Glas, so findet, wenn man in's Helle sieht, ein Wettstreit der Sehfelder statt. Man sieht das Sehfeld mit Fetzen bedeckt, von denen die einen roth, die anderen blau erscheinen. Die Fetzen und Flecke im Sehfelde wechseln vielfach ihre Farbe, bis nach eingetretener Ermüdung der Netzhaut ein unbestimmtes Grau vor dem Auge schwebt. Die Empfindung des Glanzes kann man sich auch erzeugt denken durch den Wettstreit der Sehfelder, wobei die entsprechenden Stellen bald hell, bald dunkel erscheinen. Dieser Wettstreit der Sehfelder liefert ferner einen Beweis dafür, dass beide Gesichtsfelder unabhängig von einander für sich wahrgenommen werden und dass erst die Vereinigung beider zu einem einzigen Gesichtsfeld auf einer psychischen Thätigkeit beruht.

Vernachlässigung der Doppelbilder. Zu einem einfachen Bild werden nur diejenigen Bilder vereinigt, welche auf identischen Netzhautpunkten entworfen werden. Nun ist aber der Inbegriff aller identischen Netzhautpunkte nur ein sehr beschränkter; es muss sich also von den zahlreichen im Raum vorhandenen Gegenständen, die in unserem Gesichtsfelde liegen, ein Theil auf nicht identischen Netzhautstellen abbilden und Doppelbilder geben. Der hauptsächlichste Grund für die Vernachlässigung der Doppelbilder liegt wohl darin, dass die beim Fixiren sich auf dem gelben Fleck scharf abbildenden Objecte auf identische Netzhautstellen fallen, also einfache Bilder geben. Die Bilder dieser einfach und scharf gesehenen Gegenstände rufen in uns eine stärkere Gesichtsempfindung hervor, als die im übrigen Sehfelde sich undeutlich oder verschwommen abbildenden; daher richtet sich auch die Aufmerksamkeit, welche für die Gesichtswahrnehmungen einen wesentlichen Factor abgibt, vorzüglich auf die deutlichen und scharfen Bilder des gelben Flecks. Auch hier kommt die Gewöhnung als ein nicht zu unterschätzendes Moment hinzu, insofern sie in erster Linie dazu beiträgt, jene wenig scharfen Doppelbilder ganz zu vernachlässigen und die Intention stets nur auf die scharfen, zu einem gemeinsamen Eindruck verschmelzenden Bilder des gelben Flecks zu richten.

Gegenseitige Unterstützung beider Augen beim binocularen Sehen. Des blinden Flecks an der Eintrittsstelle des Opticus in die Netzhaut werden wir uns, wie schon angeführt (S. 516), nur deshalb nicht bewusst, weil beide auf unsymmetrischen Stellen der Netzhaut liegen, nämlich beide nasalwärts vom gelben Fleck; es entsprechen also dem blinden Fleck in dem einen Auge lichtempfindliche Theile in dem andern und umgekehrt. Ebenso ergänzen sich pathologisch functionsunfähige Stellen der einen Netzhaut oder solche Stellen, welche infolge einer bestehenden Trübung der Augenmedien (Linse oder Glaskörper) von den Strahlen eines leuchtenden Objects nicht getroffen werden können, durch die identischen Stellen der anderen Netzhaut, daher erst nach Schliessung des anderen Auges und häufig nur durch besondere Hilfsmittel sich der Defect im Gesichtsfelde erkennen lässt.

Schutz- und Hülfsapparate des Auges. Der Augapfel ist an seinem vorderen Kugelsegment, mit dem er frei zu Tage liegt, zur Wahrung vor äusseren Schädlichkeiten mit Schutzapparaten umgeben, den Augenlidern und Augenbrauen. Dem Schluss der Augenlider steht der vom N. facialis versorgte M. orbicularis palpebrarum vor, die Oeffnung besorgt für das obere Augenlid der vom N. oculomotorius versorgte M. levator palpebrae sup., das untere öffnet sich ohne jede Muskelwirkung, es sinkt, wofern der Orbicularis erschlafft, einfach durch

seine Schwere herab. Oeffnung und Schluss der Augenlider wechseln bei Menschen und Thieren sehr häufig, es entsteht dadurch der sog. Lidschlag, das Blinzeln. Zu den beiden Augenlidern gesellt sich bei einer Reihe von Thieren die halbmondförmige Membrana nictitans oder die Nickhaut, welche, schon bei Säugethieren z. B. Kaninchen angedeutet, bei den Vögeln und beschuppten Amphibien in grösster Entwicklung erscheint. Der Schluss der Augenlider kann willkürlich erfolgen; meist geschieht er unwillkürlich, wie im Schlaf, oder auf reflectorischem Wege bei Berührung der Augenbindehaut sowie der, Tasthaaren vergleichbaren Wimperhaare (S. 465). Bei sehr intensiver Reizung des Opticus durch grelles Licht schützt das Zusammenkneifen der Augenlider uns davor, geblendet zu werden (S. 521).

Die der Aussenwelt zugewandte durchsichtige Wölbung des Augapfels, die Hornhaut, wird durch die Thränenorgane bespült und gereinigt. Die im oberen äusseren Theil der Augenhöhle in der Tiefe gelegenen Thränendrüsen (eine grössere und eine kleinere in jedem Auge) ergiessen ihr Secret (S. 234) durch feine Ausführungsgänge (12—16 an Zahl) in der Nähe der Uebergangsfalte der Conjunctiva des oberen Lides über dem äusseren Augenwinkel. Durch den Schlag der Lider wird die hier ergossene Thränenflüssigkeit uber die vordere Fläche des Augapfels verbreitet. Bei jedem Schliessen der Lidspalte wird sie durch die hintere Kante des Lidrands vom Augapfel wieder abgewischt und in einem kleinen dreieckigen Raum gesammelt, der nur im Moment des Contactes beider Augenlidränder existirt und „Thränenbach“ heisst, weil in ihm die Thränen zum inneren Augenwinkel strömen. Hier sammeln sich dann die Thränen in dem „Thränensee“, der sie, wenn sie, wie einzig und allein beim Menschen infolge von Affecten (Schmerz, Freude, Aerger [S. 432]), im Ueberschuss zuströmen, über die Wangen ablaufen lässt. Bei mässiger Grösse der Thränenabsonderung werden die Thränen durch die in den Thränensee eintauchenden, mit wulstigen Rändern umgebenen Oeffnungen, die „Thränenpunkte“, wahrscheinlich vermöge der Capillarität aufgesogen und gelangen so in die steifen Thränenröhrchen, welche weiterhin in den Thränensack führen. Dieser, fest auf dem Knochen aufsitzend, ist an seiner vorderen Fläche mit dem Lig. palpebr. int. verwachsen, sodass er, da dieses beim Lidschluss angespannt wird, auch bei jedem Lidschluss erweitert wird. Vermöge dieser Einrichtung werden die Thränen bei jedem Lidschluss aus dem Thränensee durch die Thränenröhrchen in den Thränensack aspirirt und gelangen von hier in den häutigen Thränennasencanal, der die Fortsetzung des Thränensacks bildet und im unteren Nasengang ausmündet. Unter den Säugethieren fehlen die Thränenorgane nur den Cetaceen (Walfischen).

Von den Augenbrauen nimmt man an, dass sie den Zweck haben, den herabrinnenden Stirnschweiss abzudämmen.

Dritter Theil.

Die Fortpflanzung der Thiere.

Die Organismen sind in einem steten Wechsel ihrer Substanz begriffen; mit dem Ablauf der physikalisch-chemischen Processe, deren Gesammtheit in ihrer harmonischen Verkettung mit einander das Leben des Individuums ausmacht, ist ein unablässiger Zerfall ihrer Körpersubstanz verbunden, zu deren Ersatz die Organismen Stoffe von aussen, die Nährstoffe, aufnehmen und sie in Leibessubstanz umsetzen. So lange die Menge der aufgenommenen Stoffe die Ausgaben übersteigt, so lange also die Stoffbilanz eine positive ist, können die Organismen sich nicht nur auf ihrem Bestande erhalten, sondern sie können zunehmen, wachsen und Substanz ansetzen. Sobald dagegen die Stoffbilanz ein Minus aufweist, nimmt das stoffliche Substrat der Organismen ab, es kommt damit zu einer Herabsetzung und Schwächung der Lebensprocesse, es stellen sich in den Functionen des Organismus Störungen ein, welche progressiv zunehmen und, wenn sie eine gewisse Höhe erreicht haben, den Stillstand der thierischen Maschine herbeiführen. Dies sind in grösster Allgemeinheit diejenigen Momente, welche die Vergänglichkeit der Individuen aller organisirten Wesen verständlich machen. Die Feststellung des Wesens und der In- und Extensität der Störungen, welche zum Untergang der Individuen, zum „Tod“ führen, also die physiologische Begründung des Todes für jeden einzelnen Fall, ist noch ein Problem. Ebenso wenig vermögen wir vor der Hand zu erklären, weshalb die Lebensdauer der Organismen bald nur für wenige Stunden oder Tage bemessen ist, bald über Jahrzehnte sich erstreckt und zuweilen selbst ein Jahrhundert überschreitet.

Nach den Ermittlungen von Weismann beträgt die maximale Lebensdauer beim Falk 162, Geier und Rabe 110—118, Mensch 104—110, Pferd und Bär 50, Löwe 35, Wildschwein 25, Schaf 15, Fuchs 14, Hase 10, Eichhorn und Maus 6 Jahre.

Urzeugung. Die Organismen würden nunmehr als dem Tode verfallen die Erde wieder unbelebt lassen, wenn nicht für die Fortpflanzung des Organismus oder besser der typischen Form des Individuums, der Art, durch die Zeugungs- und Fortpflanzungsprocesse gesorgt wäre. Bevor wir indess hierauf näher eingehen, erscheint es angemessen, die Frage zu ventiliren, ob denn die Entstehung aller Organismen an das Vorhandensein anderer gleicher Organismen geknüpft ist, oder ob denn nicht auch ohne Dazwischentreten von elterlichen Organismen einfach aus organischer Materie neue Organismen durch Neuschöpfung entstehen können? Diese vermuthete Art von Fortpflanzung hat man als Urzeugung (generatio aequivoca s. spontanea) bezeichnet. Man hat die Urzeugung insbesondere für die Gährungs- und Fäulnisspilze, für Infusorien und Eingeweidewürmer in Anspruch nehmen wollen, weil man die Entstehung der Pilze und Infusorien und ihre so rapide Vermehrung in pflanzlichen und thierischen Aufgüssen und ebenso das oft so reichliche Vorkommen von Eingeweidewürmern im Innern des thierischen Körpers, zumal an Orten, welche wie die Blutgefässe und das Augeninnere von aussen her gar nicht zugänglich sind, nicht anders als durch Urzeugung erklären zu können vermeinte. Was zunächst die Pilze und Infusorien anlangt, so hat zuerst Ehrenberg gezeigt, dass, wo Infusorien auftreten, entweder bereits Keime in der Flüssigkeit vorhanden gewesen oder durch die Luft zugetragen geworden sind. Erhitzt man nach Schwann solche Aufgüsse in einer Flasche zum Sieden, sodass sicher alle organisirten pflanzlichen und thierischen Keime zerstört werden, und lässt dann nur solche Luft hinzu, welche vorher durch ein zum Glühen erhitztes Rohr streicht und dadurch von allen suspendirten Keimen befreit wird, so treten weder Pilze noch Infusorien auf, auch bleibt der Aufguss von Fäulniss verschont. Das Gleiche ist nach Ferd. Schultze der Fall, wenn man dem Aufguss nur Luft zuleitet, die vorher durch conc. Schwefelsäure hindurchstreicht. Nach Schröder und v. Dusch kann man den Zutritt von Keimen der Luft einfach dadurch ausschliessen, dass man das Gefäss, dessen Inhalt man durch längeres Kochen keimfrei gemacht hat, mit einem Baumwollenpropf verschliesst; die Baumwolle wirkt gewissermassen wie ein ausserordentlich feines Filter, fängt die Keime aus der Luft ab und lässt so nur keimfreie Luft zu dem Aufguss hindurch. Pasteur zeigte endlich, dass es schon genügt, der durch Erhitzen keimfreien Flüssigkeit die Luft durch schlangenartig gewundene Röhren zuzuführen, um Gährung und Fäulniss zu verhindern; es bleiben dann die mit der Luft hinzutretenden Keime an den tiefsten Stellen der Krümmungen des Rohres hängen und gelangen nicht in die Flüssigkeit hinein.

Was die Eingeweidewürmer anbetrifft, so ist ihre Abstammung von Organismen unzweifelhaft, nur dass hier die jungen Thiere, die Embryonen, andere Formen besitzen, als die Eltern, und dass erst die Brut der Embryonen, die Individuen des dritten Gliedes, wieder denen des ersten Gliedes, den Grosseltern, gleichartig werden; die

Entozoen machen also eine höchst merkwürdige Metamorphose durch, die man als Generationswechsel bezeichnet. Mithin liegt für die Annahme der Urzeugung keine einzige unzweifelhafte Erfahrung vor.

Für den Generationswechsel gibt die Fortpflanzung der Bandwürmer ein anschauliches Beispiel. Der Bandwurm, der im Darm des Menschen wohnt (das Wohnthier bezeichnet man auch als „Wirth"), Taenia solium, besteht aus dem Kopf und einer wechselnden Zahl von Gliedern; die letzten Glieder (Proglottiden), welche reife Eier enthalten, stossen sich von Zeit zu Zeit ab und werden ausgeleert. Die aus den Eiern ausschlüpfenden Embryonen, welche wesentlich von der Form der Eltern abweichen und „Larven" heissen, müssen, um sich weiter zu entwickeln, in einen anderen Wirth hineingelangen. Werden sie z. B. vom Schwein verschluckt, so durchbohren sie die Darmwand, und sind sie an eine passende Körperstelle gelangt, so wandeln sie sich zu einem Blasenwurm, einer Finne (Cysticercus cellulosae) um, welche sich durch Knospung weiter fortpflanzt. Wird sein „Wirth", das Schwein, dann von einem Menschen gegessen, so saugt sich die Finne an der Darmwand fest, wirft die Schwanzblase ab, setzt Glieder an und wird wieder zu einem Bandwurm. In ähnlicher Weise entwickelt sich die Taenia mediocanellata, wenn eine im Rind lebende Finne in den Darm des Menschen gelangt. Es ist also hier erst die dritte Generation wieder der ersten gleichartig. Aehnlich ist die Entstehung des Drehwurms der Schafe. Die Hunde führen reichlich eine andere Form des Bandwurms, die Taenia coenurus. Auch von diesem werden häufig mit reifen Eiern gefüllte Proglottiden ausgestossen. Beim Grasen fressen die Schafe die auf der Trift hie und da zerstreuten Bandwürmer. Diese entwickeln sich im Magen oder Darm zu Embryonen, die ebenfalls die Darmwand durchbohren, in die Blutgefässe gelangen, von denen sie zum Gehirn geführt werden. Dort entwickeln sie sich zu jenen Blasenwürmern (Coenurus cerebralis), welche die Drehkrankheit des Schafs zur Folge haben, jene eigenthümlichen Formen stetiger Zwangsbewegungen (S. 423), an denen das befallene Thier meist zu Grunde geht. Im Körper des Hundes werden die Blasenwürmer wieder zu Bandwürmern.

Eine andere Form des Generationswechsels ist diejenige, welche nach v. Siebold die Blattläuse zeigen. Hier werden von vollkommen ausgebildeten männlichen und weiblichen Individuen geschlechtslose Individuen hervorgebracht; die letzteren, obwohl noch nicht völlig entwickelt, so doch zeugungsfähig, erzeugen aus sich heraus eine Reihe von ebenfalls geschlechtslosen Generationen, bis endlich wieder eine Generation doppelgeschlechtlicher Individuen entsteht. Jene geschlechtslosen larvenartigen Individuen heissen „Ammen".

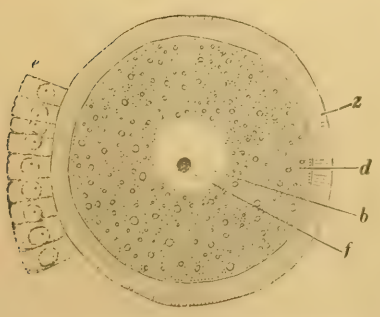
Arten der Fortpflanzung. Die Entstehung neuer Individuen aus gleichartigen elterlichen kann durch Theilung erfolgen d. h. durch Spaltung des Organismus in mehrere gleichwerthige Stücke, welche weiter leben und sich zu eben solchen Organismen entwickeln, wie die sind, aus denen sie hervorgegangen. Solchem Vorgang der Vermehrung sind wir schon bei den Elementarorganismen, den Zellen, begegnet (S. 3), und ebenso finden wir ihn bei den einzelligen Protoplasmen, den Amoeben; ganz auf die nämliche Weise durch Theilung vermehren sich die Blutzellen im Foetus; endlich findet sich diese Form der Vermehrung auch bei niederen Thieren, den Infusorien. Die

Vermehrung durch Abspaltung eines Bestandtheiles des alten Organismus kann entweder auf dem Wege der Knospenbildung erfolgen oder auf dem Wege der Eibildung. Die Knospung, wie sie namentlich bei den Pflanzen, nur selten bei Thieren (z. B. bei den Polypen) vorkommt, besteht darin, dass an einer oder mehreren Stellen des Thieres eine Wucherung eines Zellaggregats auftritt, das auf einer gewissen Stufe der Entwicklung sich vom älteren Organismus abschnürt und nun sein Leben selbstständig fortführt. Bei der Fortpflanzung durch Eibildung ist es eine specifische Zelle, die Ei- oder Keimzelle, welche sich vom mütterlichen Organismus abspaltet und aus der sich das neue Individuum entwickelt. Allein es ist ausserordentlich bemerkenswerth, dass nur in den seltensten Fällen das Ei für sich allein zur Erfüllung der Fortpflanzung befähigt ist; in der Regel bedarf es, damit sich aus dem Ei ein neues Thier entwickelt, der Berührung des Eies mit dem specifischen Secrete der männlichen Thiere, der Samenflüssigkeit; dieser Vorgang heisst die Befruchtung; er unterscheidet diese Form der Zeugung als geschlechtliche Zeugung von der Fortpflanzung durch Theilung und Knospung als ungeschlechtlicher Zeugung. Die geschlechtliche Zeugung ist diejenige Form, welche bei den Säugethieren ausnahmslos vorkommt, und mit ihr werden wir uns daher fast ausschliesslich zu beschäftigen haben.

Die Zeugung.

Die Keimzelle, das eigentliche Ei des Menschen und der Säugethiere (Fig. 78), ist nach aussen von einer hyalinen, fein radiär gestreiften Haut, der Zona pellucida (z), umgeben. Diese Haut umschliesst eine körnige sehr eiweissreiche Masse, welche spärliche dunkle fettähnliche Kügelchen enthält, den Dotter (d) oder Vitellus, in diesem liegt ein grosses helles Bläschen, das Keimbläschen (b) oder Vesicula germinativa und in letzterem ein oder mehrere homogene dunkle Körner, der Keimfleck (f) oder Macula germinativa. Das Säugethierei besteht aus Eiplasma (Protoplasma) und eingelagerten Dottertheilen (Deutoplasma). Diese Eier, beim Menschen und bei grösseren Säugethieren $^1/_5$ Mm., bei Schwein, Hund. Katze, Kaninchen $^1/_6$ Mm., bei Meerschweinchen, Ratte, Maus kaum $^1/_8$ Mm. gross, liegen in den weiblichen Keimdrüsen, den Eierstöcken oder Ovarien,

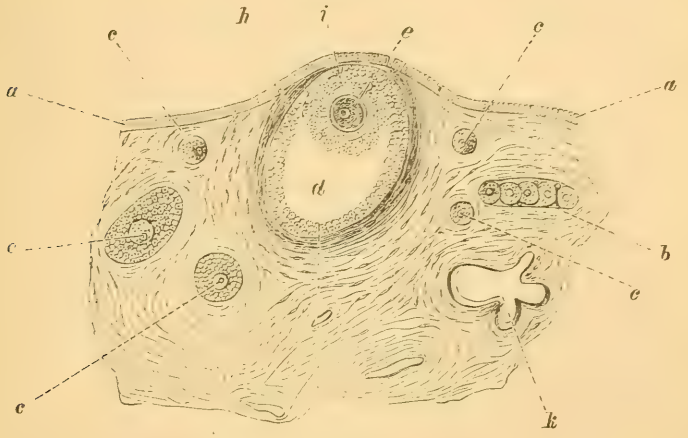
Fig. 78.



Eierstocksei vom Meerschweinchen.

nicht frei, sind vielmehr in stecknadelkopfgrossen, schon vom blossen Auge sichtbaren Bläschen, den Graaf'schen Follikeln, eingeschlossen (Fig. 79, d); ein solcher besteht aus einer dichteren binde-

Fig. 79.



Bau des Eierstocks, schematisch.

gewebigen Hülle (h), der Theca folliculi, der nach innen Epithelzellen aufliegen, und zwar in älteren Follikeln mehrere Schichten, die Membrana granulosa (i), besser Follikelepithel genannt; an einer Stelle, gewöhnlich derjenigen, welche nach der Oberfläche des Ovarium gerichtet ist, bilden diese Zellen einen nach der Follikelhöhle vorspringenden Hügel, den Keimhügel (Cumulus oder Discus proligerus s. oophorus), welcher das Ei (e) umschliesst. Der ganze übrige Raum wird von einer klaren, leicht gelblich gefärbten Flüssigkeit, dem Liq. folliculi, erfüllt. Diese Form des Follikels ist indess nur die des älteren, seiner Reife entgegengehenden. Um die Bildung und Entwicklung der Eier und Follikel zu studiren, empfiehlt sich die Untersuchung des Ovarium junger Thiere. Die Entwicklung der Follikel geht nach Waldeyer von dem cylindrischen Epithel aus, welches die ganze Oberfläche des Eierstocks überzieht, dem sog. Keimepithel (a): von diesem dringen Zellzapfen in das bindegewebige Stroma ein und, indem letzteres gleichfalls wächst, werden so bald kleinere, bald grössere Zellhaufen abgeschnürt, von Pflüger Ovarial- oder Eischläuche genannt (b); in diesen Schläuchen wachsen einzelne Zellen vorwiegend und bilden sich zu Eizellen um, während andere klein bleiben und sich nach Art von Epithelien um die Eizelle herumlagern. So entstehen die jüngeren Follikel (c), in denen das Ei je nach dem Alter von einer bis mehreren Zellschichten umgeben ist, der Membrana granulosa oder dem Follikelepithel, welche den Follikel, das Ei umschliessend, ganz ausfüllen. Im weiteren Wachsthum des Follikels bildet sich zwischen den Follikelschichten eine kleine Höhle, wahr-

scheinlich durch Zerfall des Follikelepithels, in dieser sammelt sich immer mehr Flüssigkeit an, und so wird das Follikelepithel vom Keimhügel durch den Liq. foll. geschieden. Die innerste, an die Zona pellucida des Eies anstossende und regelmässig gelagerte Zellschicht zeigt eine mehr cylindrische Form, man bezeichnet sie als Eiepithel zum Unterschied von dem Follikelepithel. Je mehr der Graaf'sche Follikel wächst, insbesondere infolge Zunahme seines Liq. foll., desto mehr tritt er an die Oberfläche des Eierstocks, bis dass seine Hülle dicht unter dem Keimepithel liegt (wie d in Fig. 79). Die Lösung des ersten Eichens zeigt den Beginn der Geschlechtsreife oder Pubertät an.

Geschlechtsreife. Die Geschlechtsreife beginnt um so früher, je kleiner das Säugethier ist; bei kleineren Säugethieren (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte) sowie bei den Vögeln bereits im ersten Jahre, bei grösseren (Katze, Hund) im zweiten Lebensjahre, bei noch grösseren (Pferd, Ochs, Löwe) im dritten, bei grossen Affen und beim Lama im vierten, beim Kameel im fünften, beim menschlichen Weib gegen das vierzehnte Jahr und beim Elephant erst zwischen dem zwanzigsten und dreissigsten Jahr. Mit der Geschlechtsreife erwacht der Geschlechtstrieb.

Menstruation. Brunst. Die Pubertät des Weibes ist durch den Eintritt der Menstruation angezeigt, welche sich durch einen Blutausfluss aus den äusseren Geschlechtstheilen zu erkennen gibt. Die Menstruation tritt in heissen Klimaten am frühesten, in kalten Zonen am spätesten ein, bei uns im Mittel zwischen dem 14. und 16. Lebensjahre, im Orient und Ostindien zwischen dem 11. und 12. Lebensjahre. Ihre Dauer beträgt meist 3—5 Tage, selten 8 Tage oder nur 1—2 Tage. Im Durchschnitt tritt sie alle 28—30 Tage auf und bleibt nur aus, wenn eine Befruchtung erfolgt ist und Schwangerschaft sich einstellt. Durchschnittlich sollen 120—200 Grm. Blut abgehen; das Blut gerinnt schwerer als sonst, wahrscheinlich wegen des beigemischten alkalischen Uterin- und Vaginalschleims. Der Quell dieser Blutung ist die Uterusschleimhaut; es findet zur Zeit der Menstruation ein starker Blutandrang nach den Geschlechtsorganen: Eierstock, Eileiter, Uterus und Vagina statt, und dieser führt im Uterus zum Bersten der oberflächlichen Gefässe der Schleimhaut, daher die Blutung; nach manchen Autoren soll auch ein Theil der Uterinschleimhaut (und zwar das Stratum epitheliale und cellulare) abgestossen werden. Ausserdem sind auch die äusseren Geschlechtstheile stark injicirt, geschwollen und succulent. Bei den meisten Frauen ist die Menstruation mit gewissen Allgemeinstörungen verbunden: Abgeschlagenheit, Kreuzschmerzen, Uebelkeit, zuweilen Erbrechen. Der Geschlechtstrieb ist von der Menstruation unabhängig; unmittelbar nach der Menstruation sind die Frauen sehr empfänglich, doch ist die Befruchtungsfähigkeit zu keiner Zeit ausgeschlossen. Im Allgemeinen hört die Menstruation zwischen dem 45. und 50. Lebensjahre auf. Was beim menschlichen Weibe die Menstruation, ist bei den übrigen Säugethieren die Brunst. Nach Pouchet findet sich auch hier neben

der Injection der Genitalien Ausfluss eines bald mit mehr, bald mit nur sehr wenig Blut vermischten Schleimes; reichlich ist der Blutabgang nur bei Kühen, doch ist er auch beim Affen, Hund und Schwein ausgesprochen. Die Stute, die Kuh und das Schaf werden nur 1 bis 2 Mal im Jahre brünstig und zwar in der Regel im Frühjahr, Hauskatze, Hündin und Sau 2—3 mal, Kaninchen und Meerschweinchen noch häufiger, zuweilen 8—12 mal. Die Dauer der Brunst ist beim Schaf 1 Tag, bei der Kuh und Stute 2 - 4 Tage, bei der Sau und Hündin 6—10 Tage. Brünstige Weibchen sollen einen eigenthümlichen Geruch besitzen, durch den die Männchen angelockt werden. Bei nicht erfolgter Befruchtung stellt sich die Brunst alle vier Wochen ein, regelmässig im Frühjahr und Sommer. Die Brunst gibt sich durch Unruhe und Aufregung zu erkennen, und nur während der Brunst gestatten die weiblichen Thiere die Begattung.

Die Bedeutung der Menstruation resp. Brunst ist nach Bischoff's Entdeckung die, dass jedesmal bald in dem einen, bald in dem anderen Eierstock ein Ei zur Reife kommt. Bei dem menschlichen Weib, bei der Stute und der Kuh löst sich meist nur ein Ei, selten 2, bei der Ziege 1—4, bei der Sau, der Hündin und der Katze bis zu 10 Eier. Unter dem starken Druck des Blutes in den Gefässen der Eierstöcke transsudirt in den Follikel mehr Liquor folliculi, dadurch steigt der Innendruck der Follikel, dieser giebt an seiner schwächsten Stelle nach der freien Oberfläche zu, wo er (Fig. 79, d) dicht unter dem vorgewölbten Keimepithel (a) liegt, nach, der Follikel platzt, und so wird das Ei sammt dem Keimhügel und dem Liq. follic. auf die freie Oberfläche des Eierstocks ausgestossen. Die Eierstöcke liegen frei in der Bauchhöhle, an einer Peritonealfalte befestigt; ganz in ihrer Nähe befinden sich die Tuben mit ihren gefranzten Enden, den Fimbrien. Einige meinen nun, dass die blutgeschwellten Fimbrien sich zur Zeit, wo der Follikel berstet, eng an den Eierstock anlegen. Richtiger ist wohl, dass die Fimbrien, welche mit lebhafter Flimmerbewegung ausgestattet sind, und zwar geht ihre Flimmerung in der Richtung nach dem Uterus zu, überall in ihrer Umgebung eine Bewegung der serösen Flüssigkeit des Peritonealsacks hervorbringen, und dass mittels dieser Flüssigkeitsbewegung in der Richtung nach den Tuben zu das frei in den Peritonealsack gerathene Ei in den Eileiter übergeführt wird. Dem entspricht es auch, dass ab und zu, aber immerhin nur selten, das Ei nicht in die Tuben gelangt, sondern auf der Peritonealfalte liegen bleibt und hier seine weiteren Veränderungen durchmacht, event. wenn es befruchtet wird, hier die Entwicklung des Embryo statthat (Abdominalschwangerschaft). Ist das Ei in die Tuben gelangt, so wird es theils durch die Flimmerbewegung, theils durch peristaltische Contraction der glatten Muskelfasern der Tuben nach dem uterinen Ostium befördert und gelangt weiter in die Uterushöhle. Zu dieser Wanderung von dem Eierstock bis nach dem Uterus bedarf das Ei mindestens 3, nicht selten bis 8 Tage. Hier kann es, wofern es nicht befruchtet wird, zu Grunde gehen, wahrscheinlich auf dem Wege der fettigen Degeneration. Trifft das

Ei jedoch mit dem Samen zusammen, so wird es befruchtet, es fixirt sich im Uterus und kann nun zur weiteren Entwicklung gelangen.

Corpus luteum. Beim Bersten des Follikels ergiesst sich in die nur noch mit dem Follikelepithel besetzte Theca folliculi aus der inneren gefässreichen Schicht der letzteren Blut, das Follikelepithel beginnt zu wuchern und verschliesst die Oeffnung, dann zerfällt es, es bildet sich eine bindegewebige Narbe, das extravasirte Blut wird bis auf den Blutfarbstoff resorbirt, der sich häufig zu Haematoidin-Krystallen (S. 17) umwandelt, und schliesslich bleibt als Anzeichen des Follikels ein gelber Körper zurück, das Corpus luteum (Fig. 79, k; S. 545). Dieses ist also ein unfehlbares Zeichen dafür, dass ein reifes Ei aus dem Follikel ausgestossen worden ist. Findet eine Befruchtung statt, so nimmt unter dem durch die weitere Umbildung des Eies unterhaltenen Blutandrang nach den inneren Genitalien die Wucherung des Follikelepithels noch weiter zu; dadurch werden die gelben Körper bedeutend grösser, als wenn keine Befruchtung stattgefunden; man nennt erstere Corp. lutea vera, letztere spuria.

Das Vogelei, wie es aus dem Follikel ausgestossen wird, besteht aus der Dotterhaut, die den gelben Dotter umschliesst, welch' letzterer eine ausserordentlich grosse Zelle darstellt. Das Centrum des Dotters besteht aus einer grösseren Anhäufung milchiger Substanz von flaschenförmiger Gestalt; an dem Ende des Halses, dicht unter der Dotterhaut, befindet sich die Keimscheibe (auch Hahnentritt genannt), ein weisslicher Fleck von etwa 1 Mm. Durchmesser, in welchem das Keimbläschen eingebettet liegt. Die Keimscheibe mit dem Keimbläschen stellt den eigentlichen „Bildungsdotter" vor; nur diese beiden sind als Analogon des Säugethiereies aufzufassen. Der ganze übrige Dotter ist nur sog. „Nahrungsdotter". Beim Vogelei ist somit die Sonderung in einen protoplasmareicheren (Bildungsdotter) und in einen deutoplasmareicheren Abschnitt (Nahrungsdotter) in grösserem Umfange erfolgt. Während das Ei der Vögel durch die Tuben vorwärts bewegt wird, erhält es accessorische Umhüllungen, erstens eiweissreiche Ablagerungen, das Albumen oder Eiweiss und dann festere Schutzhüllen, die Eischalen. Die letzteren bestehen aus einer Kalkschale und aus der, dieser nach innen zu aufliegenden Eischalenhaut, welche sich am stumpfen Pol des Eies in zwei Blätter spaltet, zwischen denen sich Luft befindet. Das Albumen besteht aus mehrfachen Schichten; die consistentesten umhüllen unmittelbar die gelbe Dotterkugel und gehen von zwei diametral gegenüberliegenden Punkten derselben als spiralig (die eine rechts, die andere links) gewundene Stränge, die Chalazen oder Hagelschnüre, die eine nach dem spitzen, die andere nach dem stumpfen Pol der Schale.

Das Ei der Säugethiere resp. der Vogeleidotter enthält Wasser, Eiweissstoffe, darunter reichlich Vitellin, eine Globulinsubstanz (S. 12), Fette (auch Lecithin und Cholestearin), der Vogeldotter auch Zucker und Lutein (S. 13), ferner unter den Aschebestandtheilen: Kali und Phosphorsäure überwiegend über Natrium und Chlor, endlich Spuren von Eisenoxyd.

Das Eiweiss des Vogeleies enthält etwa 13 pCt. feste Stoffe, darunter 12 pCt. Albuminsubstanzen, vorwiegend Eieralbumin (S. 12), 0,5 pCt. Zucker und Spuren von Fett; in der Asche: Kochsalz, Calcium- und Magnesiumphosphat, Spuren von Eisen und Alkalicarbonaten.

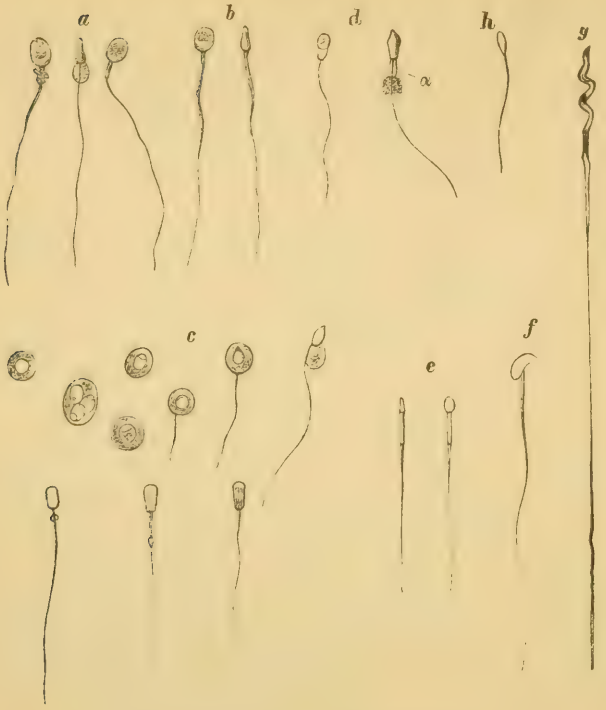
Die chemische Zusammensetzung des Vogeleies im Ganzen ist bereits (S. 263) gegeben worden.

Die Eier, an deren ganzem Dotter sich der erste embryonale Entwicklungsvorgang, der Furchungsprocess (S. 558) vollzieht, wie bei den Säugethieren (Batrachiern, Mollusken, Würmern etc.), bezeichnet man als Eier mit totaler Furchung oder holoblastistische Eier im Gegensatz zu denjenigen, deren Dotter in Bildungs- und Nahrungsdotter zerfällt, wie bei den Vögeln (beschuppten Amphibien, Insekten u. A.), den Eiern mit partieller Furchung oder meroblastischen Eiern; hier betheiligt sich nur der Bildungsdotter am Furchungsprocess.

Sperma. Das Secret der Keimdrüsen der männlichen Thiere, der Hoden, ist der Samen oder das Sperma. Er stellt eine weissliche zähe fadenziehende Flüssigkeit von hohem spec. Gewicht und neutraler bis alkalischer Reaction vor, welche an der Luft zu einer hornartig durchscheinenden Masse eintrocknet. Der Samen enthält ausserordentlich reichlich morphotische Elemente, die Samenkörper oder Samenfäden, auch Spermatozoën oder Zoospermien genannt. Es sind dies eigenthümliche Gebilde, welche bei den Säugethieren in so fern nach einem gemeinsamen Typus gestaltet sind, als sie aus einem verdickten, sich der Scheibenform nähernden kurzen ovalen oder birnförmigen Kopfende, dem Kopf, und einem langen dünnen fadenförmigen Anhang, dem Schwanz, bestehen. Zwischen dem Kopf und dem Schwanz befindet sich meist noch ein bald stäbchenförmiger bald kugelförmiger Abschnitt, das Mittelstück, welches zu der Entwicklung der Samenfäden in Beziehung steht. Bei der Untersuchung der in den Tubuli der Hoden, in den Hodencanälchen, gelegenen Zellen sieht man kleine runde einkernige und grössere runde vielkernige Zellen (mit 4 bis 20 Kernen); dies sind die Bildungsstätten der Spermatozoen und heissen deshalb auch Spermatoblasten (Fig. 80, c). Jeder Kern einer solchen Zelle wandelt sich in den Kopf eines Samenfadens um, während der Schwanz aus dem Zellprotoplasma sich bildet, dann treten beide aus der Zelle hervor; Reste des Kerns bezw. des Zellleibes haften den Samenkörpern als körnige Kugeln an, es stellen diese die Anlage des „Mittelstücks“ vor (bei a, c, d), das weiterhin immer mehr an Grösse abnimmt. Man nennt jene Samenfäden, welche noch das Mittelstück als Kappen an den Köpfen oder als Anhänge an den Fäden zeigen, „unentwickelte oder unreife“ Samenkörperchen.

Beim Menschen (Fig. 80, a unreif, b reif) zeigen die Samenkörper ein ovales Köpfchen mit verdicktem unteren Rand, erscheinen daher in der Seitenansicht birnförmig, ihre Länge beträgt etwa $^1/_{20}$ Mm.; ähnlich nur etwas mehr eiförmig sind die Samenkörper des Affen. Beim Hunde (c) ist das Kopfstück birnförmig, beim Kater eiförmig. Ebenso ist das Kopfstück nahezu eiförmig, aber an beiden Seiten gleichmässig abgeplattet beim Stier (d), Pferd, Schaf, Schwein; sehr ähnlich aber nach dem unteren Ende abgestutzt beim Kaninchen. Ratten und Mäuse (f) haben unter den Säugethieren die längsten Samenkörperchen ($^1/_6$ Mm.); sie bestehen aus einem beilförmigen Köpfchen, an welches der Faden sich wie der Stiel des Beils ansetzt. Bei der Fledermaus (e) ist der Kopf abgestutzt oval; der

Fig. 80.



Samenkörperchen und ihre Entwicklung.

Faden setzt sich erst an das relativ lange stäbchenförmige Mittelstück an. Bei den Singvögeln (g) ist der Kopf an beiden Enden spitz ausgezogen und korkzieherförmig gewunden; hier finden sich die längsten Samenkörper, bis zu $^1/_3$ Mm. Länge und darüber. Bei den Fröschen (h) ist der Kopf drehrund bis leicht walzenförmig.

Unter dem Mikroskop lassen die Samenkörperchen eine lebhaft peitschende Bewegung erkennen, vermöge deren sie ihren jeweiligen Ort wechseln, sich fortbewegen, und zwar ist nur der Faden oder Schwanz das activ bewegende, der Kopf wird durch die Bewegungen des Fadens mitfortgeschleift. Die Schnelligkeit der Bewegung beträgt nur ca. 0.1 Mm. in der Secunde. Die Bewegung der Samenkörper ist der Flimmerbewegnng (S. 297) an die Seite zu stellen, nur dass hier die flimmernde Zelle eine einzige lange Cilie trägt. All die Agentien, welche die Flimmerbewegung beeinträchtigen und sistiren (S. 298), thun dies auch bei den Samenkörperchen; und in gleicher Weise wie die erlöschende Flimmerung durch Zusatz verdünnter Alkalien ($^1/_4$—$^1/_2$proc. Lösungen von Aetz-, kohlensauren, phosphorsauren Alkalien) wieder angeregt wird, ist dies auch bei den Samenkörpern der Fall.

Mittels des Saugfilters lässt sich die Samenflüssigkeit, das Plasma des Samens, frei von Samenkörperchen erhalten. Dieses Plasma, von neutraler Reaction, enthält Serumalbumin und Alkalialbuminate.

Auf seinem Wege von dem Nebenhoden nach aussen vermengt sich der Samen mit den Secreten der accessorischen Drüsenapparate (Samenbläschen, Prostata). Der aus der Harnröhre ausgetriebene, ejaculirte Samen ist von äusserst zäher gallertartiger klebriger Beschaffenheit und einem eigenthümlichen Geruch (nach Hornspähnen).

Das Sperma des Pferdes soll 18 pCt., das des Ochsen 17,6 pCt. feste Theile enthalten, ejaculirtes Menschensperma nur 10 pCt., davon können bis zu 4 pCt. anorganische Salze, vorwiegend Calcium- und Magnesiumphosphat sein. Von Eiweisskörpern findet sich neben dem Serumalbumin und Alkalialbuminat des Plasma: Nuclein (S. 21), herrührend von dem Kopfe der Samenkörper, der sich aus dem Zellkern entwickelt, ferner eine von Miescher entdeckte eigenthümliche Amidbase, das Protamin; von Fettkörpern: Cholestearin, Lecithin und Fette.

Bildung des Sperma. Wie die Bildung reifer Eier, so beginnt auch die Bildung reifen, d. h. befruchtungsfähigen Samens erst mit dem Eintritt der Pubertät oder Geschlechtsreife, in unserem Klima etwa um das 15. bis 16. Jahr, bei den übrigen männlichen Säugethieren etwa zu gleicher Zeit oder nur wenig später als die Geschlechtsreife der entsprechenden Weibchen (S. 546); zugleich damit erwacht der Geschlechtstrieb des männlichen Thieres. Die Absonderung des Samens erfolgt nur bei directer oder reflectorischer Erregung des im Lendenmark gelegenen Centrum für die Ejaculation (S. 402, 403). Wird ein männliches Thier der Hoden beraubt (castrirt), so gehen im Organismus eine Reihe von Veränderungen nicht vor sich, deren Gesammtheit zum Begriff der Pubertät gehören: Bartwuchs, männlicher Habitus, Auswachsen des Kehlkopfs und damit eine kräftigere und tiefere Stimme. Ein Castrat nimmt daher eine zwischen Mann und Weib liegende Beschaffenheit an, die Stimme bleibt Fistelstimme (S. 362), der Bartwuchs bleibt aus. Ein castrirter Hirsch bekommt kein Geweih, ein castrirter Stier bekommt Hörner, die denen der Kuh ähnlich sind.

Begattung. Bei den Säugethieren wird die Befruchtung d. h. der Contact des Samens mit dem Ei durch die Begattung herbeigeführt. Diese besteht darin, dass das männliche Thier sein Begattungsglied, den Penis, in gesteiftem erigirten Zustand in den Genitalschlauch des Weibchens einführt und in demselben nach Art eines Spritzenstempels hin und her bewegt. Infolge der so durch die Friction bewirkten mechanischen Reizung der Nerven des Penis läuft eine sensible Erregung zum Lendenmark hinauf, welche reflectorisch eine Samenentleerung auslöst; der Akt selbst ist mit einem als Wollust (S. 468) bezeichneten Allgemeingefühl verbunden. Zunächst wird das Sperma durch peristaltische Bewegungen der Samenleiter und Samenblasen in die Harnröhre hineingeworfen und von hier durch rhythmische Contractionen der Mm. bulbo- und ischio-cavernosi in einzelnen Absätzen herausgeschleudert. Die Erection kommt durch Blutanhäu-

fung, durch Stauung des Blutes in den Schwellkörpern des Penis zu Stande. Die Schwellkörper enthalten ein von Fortsätzen der bindegewebigen Hülle, der sog. Albuginea, nach innen gebildetes communicirendes Höhlensystem, in dessen mit glatten Muskelzellen und elastischen Fasern ausgestatteten Septa die Arterien rankenförmig verlaufen und offen in die Hohlräume enden. Das Gleiche ist mit den Venen der Fall, sodass das einströmende Blut die Hohlräume durchsetzen muss und erst aus diesen durch die offenen Venenanfänge zurückfliessen kann. In der Norm werden die glatten Muskelfasern der Septa ebenso wie die Gefässe in einem Zustande mittlerer Contraction, in einem Tonus, erhalten, sodass die von den Septa gebildeten Einzelhohlräume nur klein sind, daher nur eine mässige Menge Blut die Schwellkörper erfüllt. Lässt infolge geschlechtlicher Erregung der Tonus nach, so erweitern sich die Hohlräume und ebenso die Lumina der Blutgefässe ad maximum; es findet ein ausserordentlich starker Zufluss von Blut zu den Schwellkörpern statt, das Blut staut sich in den weiten Hohlräumen an; die strotzende Blutfüllung führt so zur Steifung des Gliedes. Das Centrum im Lendenmark beherrscht auch die Erection, denn nach Zerstörung des Lendenmarks bleibt nach Goltz, wie nach pathologischer Veränderung des Rückenmarks (Tabes dorsalis), jede Erection aus; vom Lendenmark treten die Nn. erigentes durch die beiden ersten Sacralnerven ab. Ebenso wie auf reflectorischem Wege kann das Centrum für die Ejaculation vom Hirn aus durch die Vorstellung sexueller Erregung und ferner direct durch dyspnoisches Blut gereizt werden, daher bei Erhängten und Geköpften die Ejaculation eine häufige Erscheinung ist.

Ursache der Befruchtung. Dass übrigens die Begattung d. i. die innerliche Befruchtung für die Befruchtung selbst von keiner directen Bedeutung ist, hat bereits vor 100 Jahren Spallanzani gezeigt. Es gelang ihm dadurch Befruchtung herbeizuführen, dass er den Samen eines Hundes mittels erwärmter Spritze in den Genitalschlauch einer läufigen Hündin einspritzte. Es genügt zur Erreichung der Befruchtung, dass reifer Samen mit dem reifen Ei in Berührung kommt, wie das bei Fröschen und Fischen nicht nur leicht sich zeigen lässt, sondern auch für die durch die Versuche von S. L. Jacobi, sowie von Rusconi angebahnte künstliche Fischzucht von eminenter praktischer Bedeutung geworden ist. Nimmt man nach Spallanzani die strotzenden Hoden eines Frosches, den man aus der Umarmung des Weibchens reisst, zerquetscht den Hoden und tropft die so hergestellte Flüssigkeit über ausgebreiteten Froschlaich, so sieht man binnen Kurzem, als erstes Symptom der Befruchtung, am Ei die Furchung eintreten. Es kommt also Befruchtung zu Stande durch unmittelbaren Contact des reifen Samens mit dem reifen Ei, gleichviel wo und wie dieser Contact herbeigeführt wird; dabei bleibt die Befruchtung aus, sobald auch nur das dünnste undurchdringliche Medium sich zwischen Samen und Ei befindet. Trennt man durch ein Saugfilter die Samenkörper von dem Samenplasma, so lässt sich zeigen, dass das Filtrat unwirksam ist, dass aber schon

die geringste Spur der auf dem Filter zurückgebliebener Samenkörper zur künstlichen Befruchtung genügt. Es sind also die Samenkörper einzig und allein das befruchtende Element; haben die Samenkörper ihre Beweglichkeit eingebüsst, so erweisen sie sich ebenfalls für die Befruchtung unwirksam. Die Verdünnung des Samens, die zur Befruchtung ausreicht, ist sehr gross; nach Spallanzani erweist sich Samen noch befruchtungsfähig, wenn er auf das 3—9000fache verdünnt und davon auch nur ein Tropfen auf Froscheier aufgeträufelt wird. Es genügt eben, wenn auch nur ein Samenkörper mit dem Ei in Contact kommt, wie dies O. Hertwig und Fol bestimmt beobachtet haben (S. 557).

Von dem in den Genitalschlauch des weiblichen Thieres ejaculirten Samen gelangt ein Theil der Samenkörper, höchst wahrscheinlich durch die ihnen eigenthümliche Beweglichkeit, in die Uterushöhle: hier hat sie Bischoff bei der Hündin bereits $^1/_4$ Stunde nach der Begattung gefunden, nach 1 Stunde im Eileiter, nach mehreren Stunden sogar schon in dem abdominalen Ende der Tuben; sie dringen so bis auf die Oberfläche der Ovarien vor. Beim Kaninchen traf Hensen die Samenkörper bereits $2^3/_4$ Stunden nach dem Belegen auf den Ovarien. Begegnen sie auf diesem Wege einem frisch gelösten oder vor einiger Zeit gelösten Ei, so kann die Befruchtung erfolgen. Während sich das Ei aus dem Eierstock nach dem Uterus zu bewegt (S. 547), kommen die Samenkörper ihnen gewissermassen entgegen. Da nach Beobachtungen am Hunde ein Theil der bei der Begattung eingespritzten Samenkörperchen nicht selten noch acht Tage lang seine Beweglichkeit bewahrt, kann Befruchtung auch noch längere Zeit nach der Begattung erfolgen, wofern in der Zwischenzeit ein neues Ei zur Reife und Lösung gelangt.

Ueber den Vorgang der Befruchtung sind wir nur bei den Insecten, Amphibien und Fischen durch Barry, Newport, Bischoff u. A. unterrichtet. Hier zeigt die Zona pellucida der Eier eine Oeffnung, die sog. Micropyle, und durch diese hat man die Samenfäden direct eindringen sehen; auf ihre weiteren Schicksale im Innern des Eies haben wir noch zurückzukommen (S. 557). Bei dem Säugethierei ist es bisher noch nicht gelungen, solche Micropyle aufzufinden.

Bastardzeugung. Meist begatten sich nur Thiere derselben Species; doch kommt auch bei Begattung von Thieren desselben Genus, aber verschiedener Species Befruchtung zu Stande, so von Pferd mit Esel, von Hund mit Wolf, Hund mit Fuchs, Ziege mit Steinbock, Ziege mit Gemse, Löwe mit Tiger, Kaninchen mit Hase. Man bezeichnet diese Art der Zeugung als Bastardzeugung und die aus solcher Zeugung hervorgehenden Thiere, welche eine Mittelform beider Eltern zeigen, als Bastarde. Bastarde sind in der Regel unfruchtbar, weil ihre Geschlechtsorgane (Hoden, Eierstock) meistens merklich verkümmert sind; nur die von Ziege und Steinbock können ihre Fortpflanzungsfähigkeit bewahren. Auch von Hasen und Kaninchen will man geschlechtlich ganz ausgebildete, zeugungs- und befruchtungsfähige Bastarde erhalten haben. Maulthierstuten sollen

ausnahmsweise sowohl von männlichen Pferden als Eseln befruchtet werden können; häufig kommt es indess nach kürzerer oder längerer Dauer der Trächtigkeit zum Verwerfen. In den seltensten Fällen werden die Jungen ausgetragen; doch sind sie dann schwächlich, wenig ausgebildet und steril.

Parthenogenesis. Bei den Insecten (Bienen, Wespen u. A.) kommt neben der geschlechtlichen auch ungeschlechtliche Zeugung vor, die man als „Parthenogenesis" (jungfräuliche Zeugung bezeichnet, doch werden bei letzterer meist nur männliche oder nur weibliche, selten Individuen beider Geschlechter erzeugt. Die in dieser Hinsicht so interessanten Verhältnisse der Bienen sind durch Dzierzon, v. Berlepsch und v. Siebold festgestellt worden. Der Bienenstaat setzt sich zusammen aus einem Weibchen mit vollkommen entwickeltem Geschlechtsapparat, der sog. Königin, aus Weibchen mit verkümmerten Geschlechtstheilen, den Arbeiterinnen, und aus den männlichen Bienen, den Drohnen. Bei dem Ausfluge aus dem Bienenstock, dem sog. Hochzeitsflug, wird die Königin von einer der Drohnen begattet und kehrt mit gefüllter Samentasche in den Stock zurück. Sie legt nun in die einzelnen Zellen, die Waben, Eier; zu den in grosse Zellen gelegten Eiern lässt sie einen Theil des Samens aus ihrer Samentasche hinzu und befruchtet sie so, die in die kleinen Zellen gelegten Eier bleiben unbefruchtet. Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich zeugungsunfähige Arbeiterinnen, aus den unbefruchteten Eiern Drohnen. Ist die Königin flügellahm, sodass sie nicht ausfliegen, also auch nicht befruchtet werden kann, so wird sie drohnenbrütig, erzeugt nur Drohnen, eben dies ist der Fall, wenn sie ihren Samenvorrath bereits ausgegeben hat. Stirbt die Königin aus, so wird eine der Arbeiterinnen von den übrigen besonders reichlich (mit dem sog. Königinnenbrod) ernährt und dadurch zur Königin erzogen.

Hermaphroditismus. Alle Wirbelthiere und die Mehrzahl der Wirbellosen sind getrennten Geschlechtes derart, dass das eine nur Samen, das andere nur Eier producirt; doch finden sich bei den Wirbellosen auch solche, welche zugleich männliche und weibliche Geschlechtstheile haben, Samen und Eier produciren. Solchen Zwittern oder Hermaphroditen begegnen wir unter den Schnecken und einigen Entozoen. Einige dieser Hermaphroditen begatten sich selbst, bei anderen begatten sich je zwei Individuen über's Kreuz.

Fruchtbarkeit der verschiedenen Thierklassen. Nach Leuckart producirt günstigen Falles

Mensch jährlich	1	Mal	1	Junges
Elephant alle 3—4 Jahre . .	1	„	1	„
Kameel und Pferd alle 2 Jahre	1	„	1	„
Kuh und Hirsch jährlich . .	1	„	1	„
Schaf und Ziege „ . .	1—2	„	1— 2	„
Katze . . . . „ . .	2	„	3— 6	„
Hund . . . . „ . .	2	„	4—10	„
Schwein . . . „ . .	2	„	6—12	„
Hase . . . . „ . .	2—3	„	2— 5	„
Kaninchen . . „ . .	5—8	„	4— 7	„
Maus . . . . „ . .	4—6	„	4—10	„

Je grösser also eine Thierspecies ist und je länger ihre Lebensdauer,

desto geringer ist ihre Productivität, sodass demnach zwischen Vergänglichkeit und Productivität ein für die Erhaltung der Art ausserordentlich günstige Proportionalität besteht.

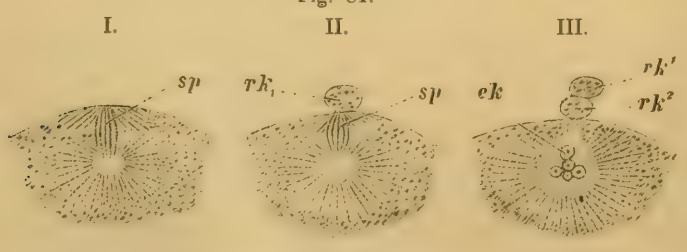
Entstehung der Arten. Wir haben die Zeugung als denjenigen Vorgang definirt, durch welchen die Erhaltung der Art gesichert wird. Gegen die althergebrachte Meinung, dass die vorhandenen Thierspecies als solche erschaffen worden sind und feste unabänderliche Formen darstellen, hat sich immer mehr die Anschauung Bahn gebrochen, dass eine fortwährende, über Jahrtausende sich erstreckende, äusserst allmälige Umwandlung der einfachen früheren Formen zu den höheren und complicirter gebauten stattgefunden habe und auch noch jetzt stattfinde (Descendenz- oder Transmutationslehre). Diese Umbildung der Arten soll durch verschiedene Einflüsse bewirkt werden. Einmal tragen dazu die mit eintretendem Wechsel in Klima und Wohnort gesetzten Aenderungen der Lebensbedingungen bei; nur die Thiere, welche sich dem Klima und dem Boden, in oder auf dem sie leben, anzupassen vermögen, erhalten sich und können sich fortpflanzen, während die anderen derselben Art zu Grunde gehen. Das wichtigste Moment für die fortschreitende Entwicklung gibt eine von Darwin zuerst nachdrücklich vertretene Anschauung, welche bereits durch ein reiches Beweismaterial gestützt wird. Sie ist für die naturwissenschaftliche Betrachtung so bedeutsam, dass es sich verlohnt, sie wenigstens in ihren wesentlichsten Zügen vorzuführen. Von den verschiedenen Thieren eines und desselben Wurfs zeigen einzelne kleine Abänderungen; die einen zeichnen sich durch stärkeren Knochenbau, die anderen durch längeren Gliederbau, wieder andere durch besondere Entwicklung des Muskelsystems, andere durch besondere Ausbildung ihres Pelzes aus u. s. f. Ein Theil dieser Abänderungen erweisen sich im späteren Leben dem betreffenden Thiere nützlich oder schädlich oder gleichgültig. So wird ein Thier durch die grössere Länge seiner Beine befähigt, seine Beute leichter zu erreichen und seinen Widersachern schneller zu entfliehen, ein anderes Thier derselben Art durch grosse Körperkraft und Zähigkeit befähigt, seinen Widersachern besser zu widerstehen, ein drittes durch die Ausbildung seines Pelzes die Unbilden des Klimas zu ertragen u. a. m., kurz durch diese nützlichen Abänderungen werden sich die damit begabten Thiere im Vortheil befinden gegenüber den anderen Thieren ihrer Art, insofern sie sich leichter den äusseren Lebensbedingungen anzupassen vermögen. Durch weitere Entwicklung und Vererbung jener vortheilhaften Abänderungen wird dieser Vorzug bei den folgenden Generationen noch sich steigern (Gesetz der Anpassung und Vererbung). Indem nun die minder bevorzugten Thiere derselben Art weniger befähigt sind, den schädlichen Einflüssen sei es des Klimas oder der Bodenbeschaffenheit oder ihrer Widersacher zu widerstehen, gehen sie allmälig zu Grunde, und es erhalten sich so nur die in einer der erwähnten Richtungen bevorzugten Abarten. Das Leben der Thiere ist somit ein steter Kampf um's Dasein, bei welchem diejenigen Formen die Oberhand

behalten, welche mit gewissen Vorzügen vor anderen Thieren derselben Art ausgestattet sind. In derselben Weise wie ein Thierzüchter stets die durch Grösse, Knochenbau, Schönheit, Farbe u. s. w. bevorzugten Thiere seiner Heerde zur Nachzucht wählt und aus ihnen wieder Junge erzielt, bei denen die Vorzüge der Elternthiere noch gesteigert erscheinen, und nach diesem Principe weiter züchtend geradezu erstaunliche Abänderungen in den Formen erhält, in derselben Weise findet nach Darwin in der Natur gleichsam eine Zuchtwahl statt, indem einzelne vor den anderen Thierformen bevorzugte im Kampf um das Dasein die Oberhand behalten und auf diese Weise durch weitere Entwicklung dieser Vorzüge in einer Reihe von Generationen sich Formen ausbilden, ausgezeichnet durch Stärke, Geschwindigkeit, Schlauheit u. s. w., während die Mittelformen zu Grunde gehen. Man bezeichnet diese Theorie von Darwin als die natürliche Zuchtwahl oder Selectionstheorie. Nach dieser Entwicklungstheorie ist man geneigt, alle Thierarten auf gemeinschaftliche Grundformen oder Gattungen zurückzuführen und diese wieder von einfacheren Urformen abzuleiten. Man könnte im Verfolg dieser Anschauung zwischen den einfachsten Organismen und den höchsten existirenden Thierformen, dem Affen und dem Menschen, allmälig eine Brücke schlagen, doch weist die Reihe der bisher bekannten Mittelglieder noch beträchtliche Lücken auf.

Die Entwicklung des befruchteten Eies.

Reifeerscheinungen der Eier. Während man früher geglaubt, dass das aus dem Eierstock ausgestossene Ei reif, d. h. direct befruchtungsfähig ist, haben neuere Untersuchungen von Bütschli, O. Hertwig, van Beneden u. A. gezeigt, dass dies nicht der Fall ist, sondern dass die Eier erst noch eine Reihe von Veränderungen durchmachen müssen, die man als „Reifeerscheinungen“ zusammenfasst. Dieselben vollziehen sich nach Hertwig's Darstellung etwa so. Der Eizellenkern, das Keimbläschen schrumpft, der Keimfleck wird

Fig. 81.



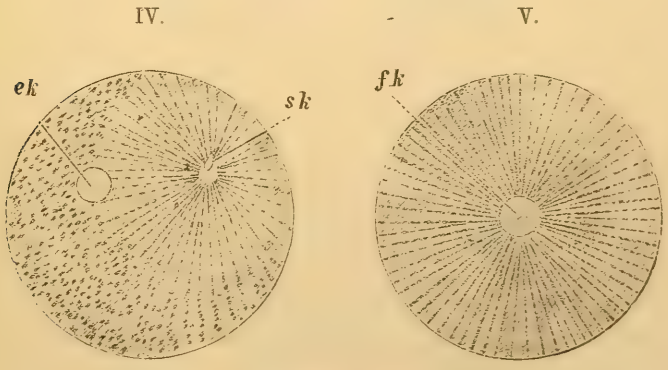
Reifeerscheinungen des Eies.[1]

[1]) In den Figuren ist nur der eine Eipol, an dem die Erscheinungen sich vollziehen, dargestellt.

undeutlich und löst sich auf, und es bildet sich aus Theilen des sich auflösenden Keimflecks oder aus einem Theil der Kernsubstanz des Keimbläschens eine Kernspindel (Fig. 81, I. sp), welche bis an die Oberfläche des Dotters emporrückt. An der Stelle nun, wo die Spindel mit ihrem einen Ende an die Oberfläche des Dotters anstösst, bildet sich durch einen Knospungsprocess zuerst ein Richtungskörper (II, rk_1), auch „Polzelle" genannt, dann durch nochmalige Knospung ein zweiter Richtungskörper (III. rk_2). Beim zweiten Knospungsprocess bleibt die Hälfte der Kernspindel in der Dotterrinde zurück und wandelt sich in den Eikern (III, ek), auch „weiblicher Vorkern" genannt, um. Nunmehr ist das Ei reif.

Befruchtungsprocess. Die Befruchtung selbst vollzieht sich nach den Beobachtungen von Hertwig, van Beneden, Fol u. A., wie folgt. Bei gesunden Eiern dringt in der Regel nur ein Samenkörper in das Ei hinein; während der fadenförmige Schwanz verschwindet und sich darin aufzulösen scheint, bildet sich der Kopf zu einem kleinen rundlichen oder ovalen Körperchen um, der Samen- oder Spermakern (Fig. 82, IV, sk), auch „männlicher Vorkern" genannt, und um diesen Kern ordnet sich das Protoplasma der Eizelle radiär an, sodass eine Strahlenfigur entsteht. Nunmehr bewegen sich Ei- und Samenkern auf einander zu, treffen nahe der Mitte des Eies zusammen und verschmelzen nun mit einander zu dem ersten Furchungskern (V, fk); an letzterem, um den die ganze Dottermasse strahlig angeordnet ist, spielen sich dann die zur Zelltheilung führenden weiteren Veränderungen ab.

Fig. 82.



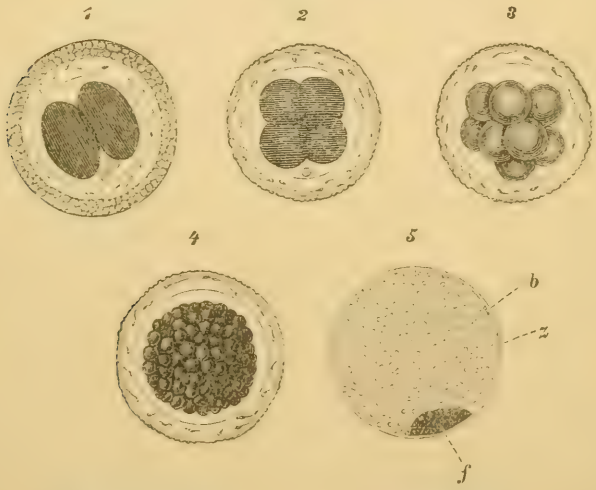
Befruchtungs-process.

Das Wesentliche der Befruchtung ist also die Vereinigung (Copulirung) zweier geschlechtlich differenzirter Zellkerne, des weiblichen Ei- und des männlichen Samenkerns (weiblicher und männlicher Vorkern).

Furchung. An die Befruchtung schliesst sich meist unmittelbar die weitere Entwicklung an, die damit beginnt, dass die befruchtete

Eizelle sich in eine an Zahl immer mehr zunehmende Menge von Zellen theilt, welche die Bausteine für den zu bildenden Embryo abgeben; man nennt diesen Process: die Furchung (Fig. 83, 1—4). Der Furchungskern streckt sich in die Länge, während sich zwei neue Strahlungen des Eiprotoplasmas um die Pole des sich streckenden Kerns entwickeln, dann theilt er sich in der Mitte, sodass, indem beide Kernhälften in entgegengesetzter Richtung auseinanderweichen, zwei bläschenförmige Tochterkerne entstehen, dann erfolgt eine Einschnürung des Dotters in der Mitte, welche immer tiefer greift, und so entstehen zwei Dotterkugeln oder Furchungszellen (Fig. 83, 1), von denen jede einen hellen Fleck, einen Kern enthält. (Die peri-

Fig. 83.



Furchung des Eies und Bildung der Keimblase.

phersten Zelllagen in Abbildung 1 stellen die mit dem Ei zugleich ausgestossenen Zellen des Follikelepithels vor.) In derselben Weise erfolgt die Theilung beider Furchungskugeln in je zwei, sodass nunmehr vier Furchungskugeln (2) entstehen; auch diese theilen sich wieder, es entstehen so acht Furchungskugeln (3), und so geht der Process immer weiter: aus 8 werden 16, aus 16 werden 32, aus 32 werden 64 Kugeln. Schliesslich besteht der Dotter aus einer grossen Zahl dicht an einander gelegener sehr kleiner und stark lichtbrechender membranloser Kugeln, so dass er mit einer Maulbeere Aehnlichkeit hat; man spricht daher von der „Maulbeerform des Eies“ oder der Morula (4). Mit der Bildung der Morula ist der Process der Furchung beendet. Während der Furchung ist das Ei etwas grösser geworden. Dieser Process spielt sich in der Regel schon ab, während das Ei aus dem Ovarium durch den Eileiter sich bewegt, und nur selten erst an dem schon in den Uterus gelangten Ei. Während des

Furchungsprocesses verschwinden auch die dem aus dem Ovarium ausgestossenen Ei anhaftenden Reste des Keimhügels (1). Höchst wahrscheinlich ist der Furchungsprocess am Hundeei etwa nach fünf Tagen, am Kaninchenei nach ca. 3 Tagen beendet.

Bildung der Keimblase und Keimblätter. Weiter tritt mitten in der Morula zuerst nur wenig, dann immer mehr Flüssigkeit auf, welche von aussen, wie es scheint, aus dem Uterus eindringt. Je mehr die Flüssigkeitsmenge zunimmt, desto mehr werden die Furchungskugeln an die Peripherie, an die Dotterhaut (Zona pellucida) verdrängt und bilden nun eine einfache, dem Pflasterepithel ähnliche Wandschicht (Fig. 83, 5, b) von stark abgeplatteten hexagonalen Zellen, welche die Dotterhaut (z) innen vollständig auskleidet; die so entstehende kuglige Blase heisst Keimblase (5). Ein Rest der kleineren, am meisten central gelegenen Furchungskugeln (f), welche sich an der Bildung der Keimblase nicht betheiligt hat, wird an den einen Pol der Keimblase, welchen man Blastoporus nennt, gedrängt und bildet so einen nach innen vorspringenden Hügel, aus grösseren, mehrfach übereinander geschichteten Zellen bestehend. Diesen Pol des Eies, an dem sich eine mindestens doppelte Schicht von Zellen findet und der als dunkler runder Fleck erscheint, nennt man den Embryonalfleck (Area embryonalis) und die wandständige einfache Lage von Zellen: das äussere Keimblatt oder Ektoderm, auch Epiblast, die nur am Embryonalfleck gelegene innere Schicht: inneres Keimblatt oder Entoderm, auch Hypoblast. Beim Kaninchenei erscheint der Embryonalfleck etwa am 5. Tage, beim Ei vom Menschen, Hund, Wiederkäuern und Dickhäutern am 10. bis 12. Tage. Nun wächst das Entoderm immer mehr durch Wucherung seiner Zellen nach dem, dem Embryonalfleck gegenüberliegenden Pol und bildet bald eine concentrische innere Lage von Zellen, so dass das Ei nunmehr einer zweischichtigen Keimblase entspricht. Während dessen hat eine nur auf die Gegend des Embryonalflecks beschränkte Verdickung stattgefunden und zwar hauptsächlich des äusseren Keimblattes, dessen Zellen nach Kölliker's Untersuchungen zwar einschichtig bleiben, aber an Grösse und Dicke zunehmen, der Embryonalfleck hat eine mehr birnförmige Gestalt angenommen; die Zellen des Entoderms sind hell, fast durchsichtig, wenig granulirt, die des Ektoderms sind grösser, walzenförmig, dunkler und stärker granulirt. Durch fortschreitende Zellwucherung entsteht zwischen Ektoderm und Entoderm ein mittleres Keimblatt, Mesoderm oder Mesoblast durch Spaltung des in die Tiefe d. h. nach dem Entoderm zu wuchernden Ektoderms gebildet. Aus diesen drei Blättern baut sich der Embryo auf und zwar nach Remak aus dem Ektoderm: die äussere Haut mit Haaren und Drüsen, die Horngebilde, welche die Haut überziehen, ferner das Centralnervensystem; aus dem Mesoderm: Knochen, Muskeln, Bindesubstanzen, periphere Nerven, Blutgefässe, Harn- und Geschlechtswerkzeuge; aus dem Entoderm: das Epithel des Darmrohrs nebst den Anhangsdrüsen des Darmkanals und das Epithel der Lungen.

Auf Grund neuerer Untersuchungen von Huxley, Kowalewsky, Ray-Lankaster, Haeckel u. A. wird der Vorgang der Keimblätterbildung, nach Hertwig's Darstellung, jetzt etwa so aufgefasst: Aus der Keimblase entwickelt sich durch Einstülpung eines Theils ihrer Oberfläche eine zweiblätterige Form, die Becherlarve oder Gastrula. Die beiden Lamellen des Doppelbechers sind das äussere und innere Keimblatt; der die beiden Blätter trennende Spaltraum ist die obliterirte Furchungshöhle, der durch die Einstülpung entstandene Hohlraum ist die Urdarmhöhle, seine Oeffnung nach aussen der Urmund.

Um den Aufbau der einzelnen Organe der Frucht aus den drei Keimblättern zu verstehen, empfiehlt es sich, den Körper der Thiere so zu betrachten, wie er sich in seiner einfachsten Form beim niedrigsten Wirbelthiere, dem Lanzetfischchen (Amphioxus lanceolatus), darstellt, nämlich als bestehend aus einer weiten cylindrischen Röhre, der eine engere cylindrische Röhre aufsitzt und mit der grösseren auf ein Stück der Circumferenz in ganzer Länge fest verwachsen ist. Das grössere Rohr, dessen Lichtung dem Lumen des Darmrohrs entspricht, besteht von innen nach aussen aus folgenden concentrischen Schichten: Darmepithel, Darmschleimhaut, viscerales Blatt der Serosa (der Brust- und Baucheingeweide), parietales Blatt der Serosa, Rumpfmuskeln, Rumpfknochen, Rumpfhaut der Bauchfläche und der Seitentheile der Rückenfläche. Zwischen der parietalen und visceralen Serosa bleibt ein schmaler Zwischenraum, die Anlage der Brust- und Bauchhöhle (Pleuroperitonealhöhle). Das engere Rohr, dessen enges Lumen dem Centralkanal des Nervensystems entspricht, besteht von innen nach aussen aus dem Rückenmark, dessen Häuten, den Wirbelringen, den Muskeln, welche das Wirbelrohr umgeben, und der Haut des mittleren Theils der Rückenfläche. Die ganze Anlage ist rechts und links gleichmässig angeordnet, bilateral symmetrisch zu denken.

Medullarrohr und Hornplatten. Wir verliessen die Keimblase in dem Zustande, wo dieselbe infolge von Wucherungsvorgängen im Bereich des Embryonalflecks die drei Blätter gebildet hatte. Nun erfolgt die Zellwucherung am Embryonalfleck vorherrschend peripher, dadurch wird der periphere Theil, der Rand dunkler als die Mitte, und man unterscheidet nun die hellere Mitte, welche zunächst eiförmig ist, als hellen Fruchthof, Area pellucida, und den dunkleren Rand als dunklen Fruchthof, Area opaca. Diese Bildung erscheint am Kaninchenei etwa am 7. und 8. Tage nach der Befruchtung. Weiter erscheint in der Mitte des hellen Fruchthofs ein fast ovaler Fleck, der Urkeim oder die Embryonalanlage, der später durch eine Einschnürung mehr Bisquitform annimmt und umgeben ist von zwei Ringen, dem Rest des hellen Fruchthofs und, peripher von diesem, von dem dunklen Fruchthof. In der Längsaxe der Embryonalanlage und zwar auf der äusseren Fläche des Ektoderms erscheint nun eine feine Rinne, die Primitivrinne, welche sich mehr und mehr vertieft und zur Rückenfurche wird. Der zu beiden Seite der Furche gebildete Wall des äusseren Keimblattes ver-

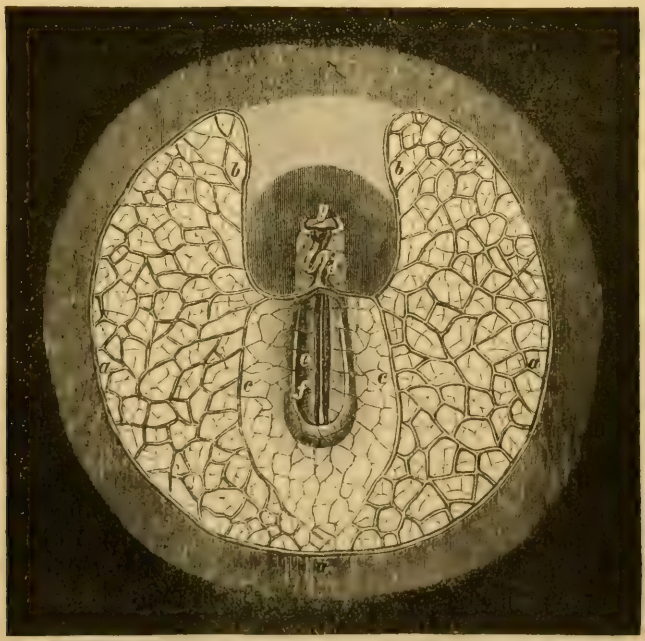
dickt sich, und dadurch springen rechts und links von der Rückenfurche zwei Wülste hervor, die Mark- oder Rückenwülste, welche sich mehr und mehr erheben und gegen die Mittellinie krümmen (Medullarplatten), bis ihre freien Ränder einander berühren und verwachsen. So entsteht das Medullarrohr. Die beiden seitlichen Abschnitte des Ektoderms, welche sich von den centralen, den Markwülsten, abgeschnürt haben und nun als Hornplatten bezeichnet werden, wachsen auf einander nach der Mitte zu, ziehen über die Rückenfläche des Medullarrohrs hinüber und verwachsen mit einander. Das Medullarrohr stellt die Anlage des Centralnervensystems vor; aus ihm bildet sich Rückenmark und Gehirn sammt den als blasigen Ausstülpungen aus letzterem entstehenden Sinnesorganen. Das Lumen des Medullarrohrs wird zum Centralkanal und dessen Fortsetzungen im Gehirn: Aquaeductus Sylvii und Hirnventrikel. Aus den Hornplatten geht die gesammte Epidermis mit allen Epidermoidalgebilden (Haare, Nägel, Hörner, Hufe, Krallen, Federn) und mit den drüsigen Gebilden (Talgdrüsen, Schweissdrüsen) hervor, ferner die Epithelien und Schleimdrüsen der Nasen- und Mundhöhle sammt den Speicheldrüsen.

Bildung der Wirbel, des Rumpfes und der Leibeshöhle. Während im Ektoderm sich das Medullarrohr bildet, beginnt auch das Mesoderm sich zu differenziren. Zunächst tritt in der Axe des letzteren, unmittelbar unter dem Medullarrohr, ein schmales, auf dem Querschnitt rundliches Gebilde auf, das einen durch die Länge der Embryonalanlage sich erstreckenden cylindrischen Stab darstellt und Chorda dorsalis oder Rückensaite heisst. Die beiden seitlichen Hälften des Mesoderms scheiden sich nun in die beiden zunächst der Chorda und dem Medullarrohr gelegenen dicken längsverlaufenden Platten, die Urwirbelplatten, und die peripher davon gelegenen Seitenplatten. Die Urwirbelplatten theilen sich der Quere nach in eine Anzahl würfelförmiger Gebilde, die Urwirbel, aus denen die Wirbel excl. der Wirbelkörper, ferner die Muskeln und Bänder der Wirbelsäule hervorgehen. Die Urwirbel zerfallen in eine dorsale Platte, die Muskelplatte, und die eigentlichen Urwirbel. Letztere umwachsen durch Aussendung von Fortsätzen das Medullarrohr und die Chorda; so entstehen die häutigen Wirbelbogen, während aus der Chorda die häutigen Wirbelkörper hervorgehen. Die Gliederung des häutigen Wirbelrohrs erfolgt in der Weise, dass in der Mitte jedes Urwirbels eine Trennungslinie auftritt, die erste Anlage des Intervertebralknorpels; zwei nächst auf einander folgende Trennungslinien schliessen nun den definitiven Wirbelkörper ein; jeder Wirbelkörper besteht somit aus den nächst angrenzenden Hälften zweier Urwirbel. Die nach aussen von den Urwirbeln gelegenen Seitenplatten spalten sich ihrer Dicke nach in die mit der Hornplatte des Ektoderms sich innig verbindende dorsale Hautfaserplatte und die mit dem Entoderm sich vereinigende ventrale Darmfaserplatte. Indem die beiden Platten in der Nähe der Urwirbel noch mit einander zusammenhängen (Mittelplatte) und erst dann auseinanderweichen, ent-

steht zwischen Haut- und Darmfaserplatte ein zunächst nur schmaler Spalt, welcher die erste Anlage der Pleuroperitonealhöhle vorstellt. Die äusseren peripheren Ränder der Haut- und Darmfaserplatten senken sich alsdann nach unten, wachsen, wie wir dies schon bei der Bildung des Medullarrohrs kennen gelernt haben, einander entgegen, sodass eine nach unten, nach der Höhle der Keimblase zu weit offene Höhle, die Anlage der Leibeshöhle entsteht. Und zwar bilden sich aus der Hautfaserplatte die Wände der Leibeshöhle excl. der Wirbel und des aus der Hornplatte hervorgegangenen Rückentheils, aus der Darmfaserplatte das ganze Darmrohr ausschliesslich des Epithels. Die Mittelplatten, die der Chorda zunächst gelegenen Verbindungsstücke der Haut- und Darmfaserplatte, wachsen auf einander zu, verbinden sich unterhalb, ventral von der Chorda und bilden so die Anlage des Gekröses, weshalb sie auch „Gekrösplatte" heissen. In dem Raum, der von der Urwirbelplatte, der Hornplatte und der Mittelplatte eingeschlossen ist, treten die Urnierenstränge oder Wolff'schen Körper auf, in denen bald eine Höhlung bemerkbar wird, der Urnierengang, die erste Anlage der Harn- und inneren Geschlechtsorgane.

Erste Anlage des Gefässsystems. Aus dem Mesoderm bildet sich endlich auch das Gefässsytem (Fig. 84). Schon vor der Anlage der Urwirbel differenziren sich die Gefässe zuerst als solide

Fig. 84.



Fruchthof mit Anlage des Gefässsystems, von der Bauchseite gesehen.

Zellstränge, die weiterhin hohl werden; etwa zugleich mit den Urwirbeln treten auch rothe Blutkörperchen darin auf, die aus den centralen Zellen der Stränge hervorgehen. Aus der Darmfaserplatte entwickelt sich nahe dem vorderen oder Kopfende des Embryo das Herz in Form eines geraden Stranges, in dem bald eine Höhlung auftritt; dann krümmt sich der Herzschlauch S-förmig (d) und beginnt nun rhythmisch zu pulsiren, obwohl er noch aus einfachen rundlichen Zellen, ohne Andeutung von Muskelfasern, besteht. Aus der vorderen (oberen) Hälfte des Herzschlauchs entspringen zwei Aorten, welche sich zuerst nach vorn (oben), dann nach hinten wenden und zu einem kurzen Aortenstamm (Aorta principalis) sich vereinigen. Aus diesem gehen die beiden primitiven Aorten (e) hervor, welche zu beiden Seiten der (in der Fig. weiss dargestellten) Chorda nach hinten verlaufen. Jede dieser Aorten gibt 4—5 quer ziehende Aeste ab, die Aa. omphalo-meseraicae (f), welche sich über den Fruchthof hinaus auf die Keimblase verzweigen; aus diesem Gefässnetz sammelt sich am Rand des Gefässhofs das Blut zu einer starken Vene, der Vena terminalis oder Randvene (a), die am vorderen Ende des Embryo sich rückwärts wendet und mit zwei Aesten, den Vv. omphalo-meseraicae (b) in das Herz und zwar in dessen linken unteren Theil einmündet; vorher erhalten diese Venen noch von der Grenze des Fruchthofs je einen starken hinteren Ast (c).

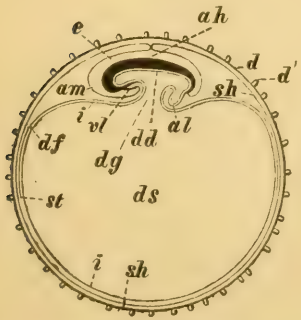
Bildung des Darms. Sobald das Gefässsystem angelegt ist, beginnt auch das Entoderm sich zu differenziren, und zwar entsteht in der Axe der Anlage eine rinnenförmige Vertiefung, die Darmrinne, die immer tiefer wird, während die Randwülste (in ähnlicher Weise, wie die Rückenwülste zu den Seiten der Primitivrinne [S. 156]) auf einander zuwachsen. Da die Darmfaserplatte des Mesoderms innig mit dem Entoderm verbunden ist, so macht erstere die Rohrbildung mit, und zwar entstehen aus ihr die Muskulatur, das Bindegewebe und und die Gefässe des Darms, während das Entoderm die Darmepithelien und die Drüsen der Darmwand liefert. Der Abschluss des Darmrohrs gegen die Keimblase ist nur nach oben (Vorderdarm) und nach unten (Beckendarm) vollständig, während das Rohr in der ganzen übrigen Fruchtanlage nach der Bauchseite zu eine Oeffnung zeigt, den Dottergang (dg, Fig. 85), der eine Verbindung der Darmhöhle mit der Keimblase, die jetzt Dottersack (ds) oder Nabelblase heisst, herstellt. Die Anhangsdrüsen des Darms: Leber, Pancreas, endlich die Lungen entstehen als grössere Ausstülpungen des Entoderms in die Pleuroperitonealhöhle.

Nunmehr ist die Embryonalanlage zu einem Doppelrohr abgeschlossen, nur dass das Leibesrohr ebenso wie das in demselben gelegene Darmrohr nach der Keimblase zu weit offen sind; in der Längsaxe treten beide durch die Gekrösanlage in Verbindung.

Bildung der Eihüllen. Die Hautfaserplatte des Mesoderms und die Hornplatte des Ektoderms, die beide mit einander verbunden die Leibeswand gebildet hatten, schlagen sich, von der Darmfaserplatte

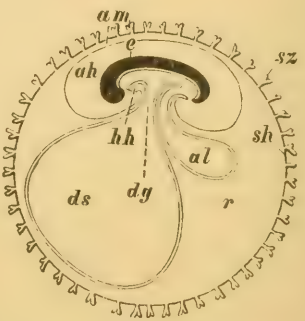
abgehoben, an der Grenze des Fruchthofs auf die Keimblase mit einer Falte, der Amnionfalte (Fig. 85, a m) um, krümmen sich über den Rücken des Embryo und wachsen in der Mitte zusammen. So wird der Embryo allseitig von einer Blase umgeben, dem Amnion. Die Höhle zwischen Embryo und Amnion, die Amnionhöhle (a h), wird vom Fruchtwasser ausgefüllt, einer 3 bis 4 pCt. fester Stoffe enthaltenden serösen Flüssigkeit (S. 181), die höchst wahrscheinlich als ein Bluttranssudat aufzufassen ist. Indem nun die oberflächliche Lamelle der Amnionfalte mit dem übrigen Theile des Ektoderms eine besondere blasenförmige äussere Eihülle, die seröse Hülle (s h),

Fig. 85.



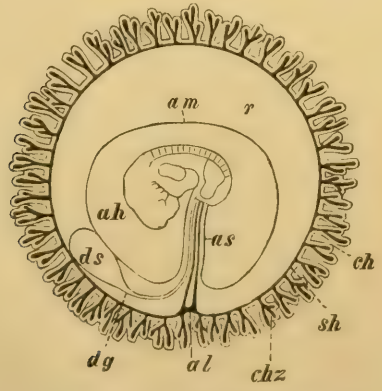
Ei mit Amnionsack, seröser Hülle und Anlage der Allantois.

Fig. 86.



Ei mit seröser Hülle und Allantois.

Fig. 87.



Ei mit Amnion, Chorion und Allantois.

bildet und diese mit der äusseren Eihaut, der Zona pellucida, verwächst, entsteht das Chorion.

Nach der Bildung des Amnion wird der Dottergang (d g) von

hinten nach vorn enger und schnürt sich so mehr und mehr vom Darm ab (Fig. 86, d g); vom Hinterdarm aus entwickelt sich ein blasiges Gebilde, die Allantois oder der Harnsack (a l), deren innere Schicht vom Darmepithel des Entoderms und deren Aussenschicht von der Darmfaserplatte des Mesoderms geliefert wird. Je mehr die Allantois wächst, desto kleiner wird der Dottersack (ds); dann umwächst sie das Amnion, dessen Höhle inzwischen durch Ansammlung von Fruchtwasser sich vergrössert hat, legt sich an die Innenwand des Chorion (ch) an und verwächst mit diesem (Fig. 87). Die Communication zwischen der Allantois und dem Hinterdarm, den Stiel der Allantois bildet der Harngang oder Urachus. Die Allantois enthält eine Flüssigkeit, die Allantoisflüssigkeit oder das falsche Fruchtwasser, welches schwach gelblich, klar und von schwach saurer Reaction, 4 bis 5 pCt. feste Stoffe, darunter nicht unbeträchtlich Harnstoff und Salze, ferner Allantoin (S. 214) und wenig Eiweiss enthält und wohl im Wesentlichen als Excret der Nieren des Foetus anzusehen ist. Die Allantois führt die Blutgefässe, welche den primitiven Aorten entstammend zum Chorion treten und auf dessen Aussenwand baumförmige Verästelungen, die Chorionzotten (chz), bilden; letztere bei den höheren Säugethieren in die Uterinschleimhaut der Mutter hineinwachsend, vermitteln die Ernährung des Embryo aus dem Blut der Mutter; wir kommen alsbald genauer darauf zurück. Sobald diese neuen Blutbahnen hergestellt sind, ist das Nabelbläschen, der Dottersack (ds), der bisher die Nahrung für den Embryo geliefert hatte, entbehrlich und schrumpft nun bei den meisten Thieren zu einem ganz kleinen Bläschen (Fig. 87, ds) zusammen.

Inzwischen hat sich die Rücken- und die Bauchwand des Embryo vollständig gebildet. Die Hornplatten des Ektoderms und die Hautfaserplatten des Mesoderms, welche auch die Amnionfalte herstellen, krümmen sich stark nach der Bauchseite zu, wachsen in der uns schon bekannten Weise von rechts nach links auf einander zu, sodass nur eine Oeffnung, der Dottergang, in der Leibeswand wie in der noch nicht zum Rohr abgeschlossenen Darmwand (S. 563) bleibt. Mit zunehmender Entwicklung der Allantois verödet der Dottersack und der Dottergang mehr und mehr. Schliesst sich nun das Darmrohr und die Bauchwand zum Nabel, so haben wir eine Verschlussstelle am Darm, den Darmnabel, und eine in der Haut, den Hautnabel. Durch den Hautnabel tritt der Stiel des Harnsacks, der Urachus, welcher eine Verbindung herstellt zwischen dem in der Leibeshöhle gelegenen, die Anlage der Harnblase des Foetus bildenden Hinterdarm und der Allantois.

Auf dieser Stufe der Entwickelung sind nunmehr alle wesentlichen Theile des Embryo angelegt; die Ausbildung der einzelnen Organanlagen, das weitere Wachsthum des Foetus kann jetzt, wo neue Ernährungswege durch die Allantois hergestellt sind, in schnellerem Maasse erfolgen, als dies bisher der Fall gewesen ist. Selbst bei denjenigen Säugethieren, deren Foeten intrauterin eine lange Entwicklungszeit durchmachen, wie bei dem Mensch, Pferd, Rind u. A.,

ist gegen Ende der 3. oder Anfang der 4. Woche nach der Befruchtung die Entwicklung bis zur Anlage der Allantois und damit zu einer innigeren Verbindung zwischen Frucht und Mutter gediehen, und die gesammte übrige, 10—13mal so lange Zeit des intrauterinen Aufenthaltes der Frucht wird nur für die definitive Ausbildung der einzelnen Embryonalanlagen und das Wachsthum der einzelnen Theile wie des Embryo im Ganzen verwerthet, deren Ausführung Gegenstand der speciellen Embryologie ist.

Herstellung der innigeren Verbindung zwischen Mutterthier und Frucht. Die sonst nur während der Menstruation resp. Brunst unterhaltene Blutüberfüllung des Uterus wird, sobald Befruchtung erfolgt, stationär und zwar für die ganze Dauer der Gravidität. Das in der Schleimhaut des Uterus sich fixirende Ei übt einen gewaltigen Reiz aus. Die Schleimhaut des Uterus wird sehr saftreich, stark serös durchtränkt und geschwellt, dem entsprechend wachsen die einzelnen Theile: Epithelien und Uterindrüsen, auch die Schleimabsonderung der Drüsen wird reichlicher. Das Epithel zerfällt und bildet mit dem Drüsensecret eine schleimige Masse, die sog. Uterinmilch. Durch massenhafte Wucherungen der tubulösen Uterindrüsen wird das kleine Ei so vollständig überwuchert, dass es ganz in die Uterusschleimhaut eingebettet ist. Diese wuchernde Schleimhaut heisst Decidua, und zwar unterscheidet man den überall die Innenfläche des Uterus auskleidenden Theil als Decidua vera von dem Stück der Schleimhaut, welches das Ei überwuchert hat, als Decidua reflexa; die letztere kommt nur dem Menschen zu. Der Theil der Schleimhaut, welchem das Ei direct auflagert, heisst Decidua serotina. Je grösser das Ei wird, desto mehr nähert sich die Oberfläche der D. reflexa der der D. vera, bis schliesslich beide einander innig berühren. Infolge der starken Dehnung, welche die D. reflexa erfährt, veröden nach und nach ihre Drüsen und Gefässe. Weiterhin geschieht das Nämliche an der D. vera und schliesslich gegen Ende des 2. Drittels der Gravidität bilden beide Deciduen nur eine dünne Haut. Bei Säugethieren (ausser dem Menschen), bei denen der Uterus aus zwei Hörnern besteht, wächst, wenn die Frucht resp. die Früchte nur in einem Horn liegen, dieses viel bedeutender als das andere Horn, sodass der Uterus dadurch unsymmetrisch wird. Unter dieser reichlichen Ernährung nehmen die Muskelfasern des Uterus durch Neubildungs- und Wachsthumsvorgänge ausserordentlich an Zahl sowie an Grösse zu, sodass auch, wenn mit dem fortschreitenden Wachsthum der Frucht der Uterus mehr und mehr ausgedehnt wird, doch ungeachtet der Volumszunahme die Wanddicke nicht abnimmt, eher eine Zunahme zeigt.

Sobald das erste Gefässsystem sich entwickelt hat, führen die Vasa omphalo-meseraica (S. 563) Ernährungsmaterial aus dem Dottersack dem Embryo zu. Mit der Bildung der Allantois ändert sich dieses Verhältniss. Die Allantois, welche sehr früh von dem Ende der beiden primitiven Aorten (S. 565) Gefässe erhält, führt mittels ihres Stiels, des Urachus, die foetalen Gefässe und zwar die beiden

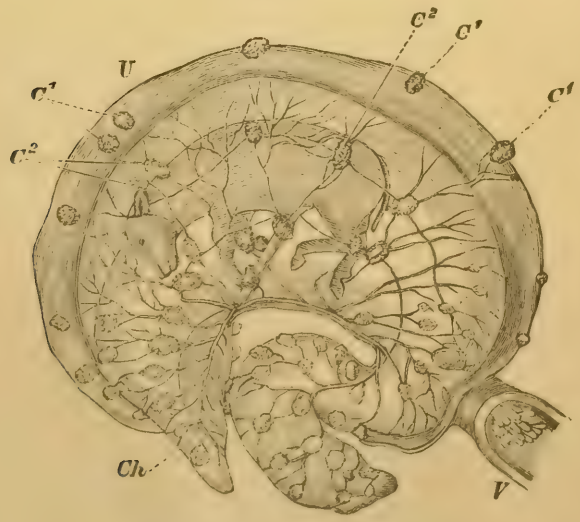
Aa. umbilicales bis an die Peripherie des Eies, bis an das Chorion heran, zu dessen Innenschicht (Endochorion) das äussere bindegewebige und gefässreiche Blatt des Allantoissackes wird. Nun beginnt die von der serösen Hülle des Eies stammende äussere Epithelialschicht (Exochorion) des Eies zu wuchern; im ganzen Umfang des Eies erheben sich zottenförmige Excrescenzen, welche hohl werden und in die hinein gegen Ende der 3. Woche die bindegewebige Schicht mit den Allantoisgefässen wuchert (Fig. 87): so entstehen die gefässreichen Chorionzotten (Chorion frondosum); in jede Zotte führt ein Ast der Nabelarterie hinein und löst sich in ein Capillarnetz auf, das sich zu einer kleinen Vene sammelt. Diese Chorionzotten wuchern in die Uterusschleimhaut hinein und bilden mit dieser die Placenta, den Mutterkuchen, in welchem die Gefässe der Frucht von den cavernösen Gefässen der Mutter dicht umgeben sind, sodass zwischen dem Blut beider ein stofflicher Austausch stattfinden kann.

Die Bildung der Placenta ist bei den einzelnen Säugethieren verschieden. Nur bei den Beutelthieren (Känguruh, Beutelmarder, Beutelratte u. A.) und bei den Schnabelthieren (Monotremata) existirt keine feste Verbindung zwischen Mutter und Frucht; die Eier bleiben lose im Uterus und ohne Gefässentwicklung auf dem Chorion. Diese Thiere sind einzig und allein mutterkuchenlos, aplacentariata oder besser achoriata. Hier werden die Jungen zu einer Zeit geboren, wo sie noch nicht reif sind, und diese Föten müssen in den Beuteltaschen des Mutterthieres weiter zu selbständiger Lebensfähigkeit entwickelt werden. Alle übrigen Säugethiere haben eine Placenta, sind Placentariata. Bei den Einhufern (Pferd, Esel), ferner bei den Dickhäutern (den Elephant ausgenommen), beim Kameel und beim Walfisch bilden sich diese Chorionzotten über die ganze Oberfläche des Chorion; sie haben eine diffuse Placenta. Diese kleinen, selten mehr als 1—2 Mm. langen Zottenbüschel stehen dicht auf dem Chorion auf und dringen in kleine Vertiefungen der geschwellten Uterinschleimhaut zwischen den Mündungen der Uterindrüsen ein. Durch die kleinen Zotten kreist das Blut des Embryo und, indem in den Vertiefungen das Blut der Mutter circulirt, liegen hier in den Zotten Gefässe der Mutter und des Kindes dicht bei einander; es findet eine Diffusion (S. 72) zwischen beiden Blutarten statt. Bei der grossen Oberfläche des Chorion und der Unzahl von Zotten kann eine genügende Ernährung der Frucht durch das Mutterthier stattfinden. Beim Schwein finden sich nur im mittleren Theil des langgestreckten Chorion Zotten, nicht aber an beiden Enden. Bei den Wiederkäuern zeigt die Allantois nur an einzelnen kleinen Stellen, aber in der ganzen Eiperipherie grosse zottenartige Excrescenzen, welche in entsprechende hypertrophische Stellen der Uterusschleimhaut hineinwuchern, sodass sich so viel kleine Placenten, sog. Cotyledonen, bilden, als Zotten vorhanden sind. Jede Kindeszotte steckt in dem zugehörigen Cotyledo des Mutterthieres wie der Finger im Handschuhfinger. Wird bei der Geburt die Frucht ausgestossen, so ziehen sich die Zotten aus den Cotyledonen einfach heraus, ohne dass die Schleim-

haut verletzt wird und ohne dass es zu einer Blutung kommt. Die Cotyledonen bleiben auch für eine spätere Befruchtung benutzbar. Diese Eigenthümlichkeit zeigen alle Wiederkäuer, das Kameel ausgenommen. Bei den übrigen Thieren (Mensch, Affe, Carnivoren, Nagethiere, sowie Elephant) treten feste Verbindungen zwischen Mutter und Kind auf derart, dass die Uterinschleimhaut zerrissen und z. Th. mit dem Ei ausgestossen wird, wenn die Lösung der Frucht erfolgt. Hier verwachsen nur die Zottenbüschel des Chorion frondosum mit einer bestimmten Stelle der Uterinschleimhaut, der Decidua serotina, es kommt zur Bildung eines eigentlichen Mutterkuchens, einer Placenta; der übrige Theil des Chorion bildet eine glatte dünne Membran mit kleinen atrophischen, nicht mit Blutgefässen versehenen Zotten (Chorion laeve). Mensch, Affe, die Nagethiere (z. B. Kaninchen, Maus) und der Elephant besitzen eine scheibenförmige Placenta (Pl. discoidea), sie sind discoplacentariata (scil. animalia); Chorionzotten wachsen nur an dem einen Ende der Eiperipherie, an der Placentarstelle, in die Uterusschleimhaut hinein. Bei den Carnivoren dagegen umgibt die Placenta in Form eines Ringes oder Gürtels den cylindrischen Eisack, Pl. zonata, die Carnivoren sind zonoplacentariata. In der Placenta circulirt das mütterliche Blut in grossen sinuösen Räumen zwischen den Verästlungen der Chorionzotten, sodass das Blut der Frucht nur durch das einschichtige Endothel und das Bindegewebe der feinen Zöttchen von dem Blut der Mutter getrennt ist.

Die Allantois persistirt bei den meisten Säugethieren als eine mit Wasser gefüllte Blase, am vollständigsten beim Pferd, bei dem der innere, der Amnionsack, in dem die Frucht liegt, von einem

Fig. 88.

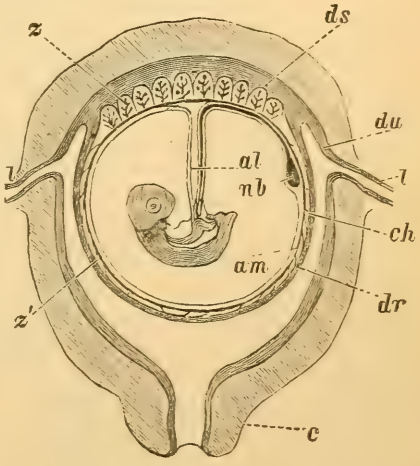


Uterus einer trächtigen Kuh, geöffnet.

äusseren, dem Allantoissack, vollständig umschlossen ist. Beim Menschen geht die Höhle der Allantois bis auf die von ihr getragenen Gefässe zu Grunde, so dass gleich unter dem Chorion das Amnion liegt und beide nur durch eine dünne Flüssigkeitsschicht getrennt sind. Die Nabelschnur, welche morphologisch dem Stiel des Allantoissacks entspricht, enthält nach aussen die Scheide des Amnion, dann die Ueberbleibsel der Allantois, von der höchst wahrscheinlich die Wharton'sche Sulze, das gallertige unreife Bindegewebe, die Grundlage des Nabelstranges, stammt, ferner die beiden zur Placenta gehenden Umbilicalarterien und die zurückführende Nabelvene, endlich den Dottergang mit dem Rest des Nabelbläschens.

Die Bildung der Eihüllen der Säugethiere und die Verbindung zwischen Foetus und Mutterthier sei an den wichtigsten Typen, dem der Wiederkäuer und dem des Menschen gekennzeichnet. Fig. 88 gibt den Durchschnitt durch den Uterus einer Kuh, in der Mitte der Trächtigkeitsperiode. V ist Vagina, U Uterus, Ch Chorion, C_1 die Cotyledonen des Uterus, C_2 die foetalen Cotyledonen. Die Zahl der Cotyledonen ist bei den einzelnen Arten eine sehr schwankende, 60—100 beim Schaf und Kuh, nur 5—6 beim Reh.

Fig. 89.



Menschlicher Uterus mit Embryo.

Fig. 89 giebt den schematischen Schnitt durch den schwangeren menschlichen Uterus mit darin liegendem Embryo; a l stellt den Allantoisstiel vor; n b das Nabelbläschen; a m Amnion; c h Chorion; d s Decidua serotina; d u Decidua vera; d r Decidua reflexa; l Eileiter; c Cervix uteri; z Zotten der Placenta foetalis; z_1 Zotten des Chorion laeve.

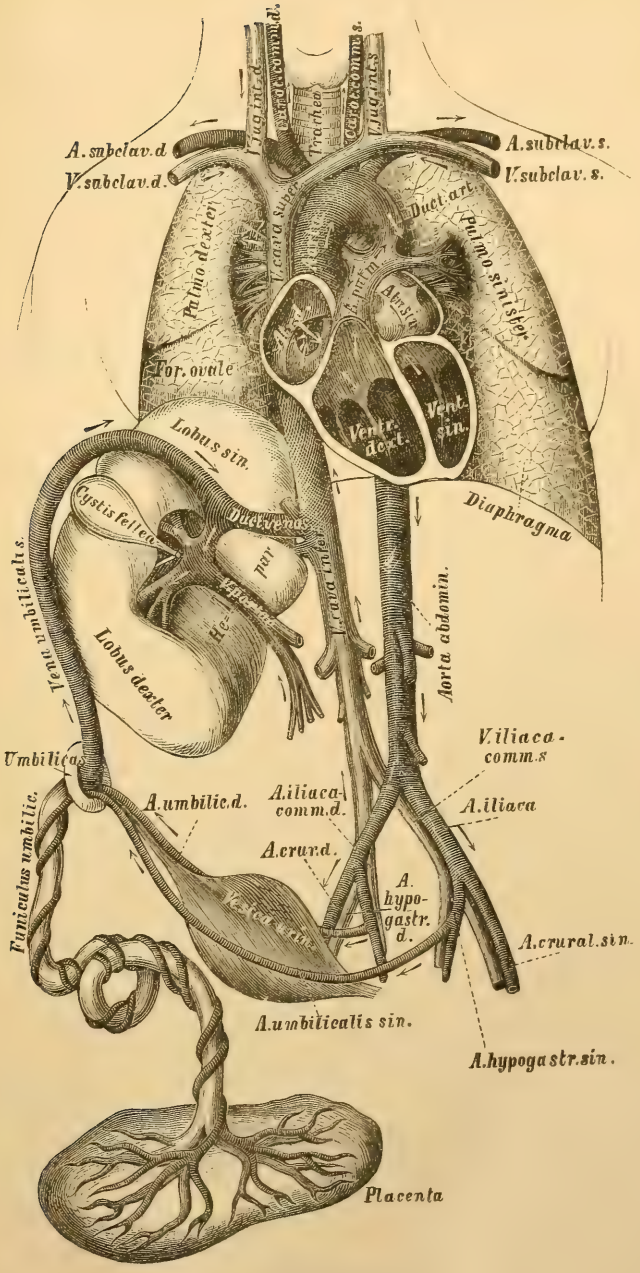
Gelangen mehrere befruchtete Eier zur Entwicklung, wie nur selten bei den grossen Säugethieren (Mensch, Pferd, Rind), häufig bei den kleineren (Ziege, Schwein, Katze, Hund, Kaninchen), so erhält jedes die Eihüllen für sich und ebenso jedes eine Placenta.

Die Ernährung des Säugethierfoetus findet wohl ausschliesslich durch die Placenta statt; das Foetalblut kann, sobald es kohlensäurereicher und sauerstoffärmer als das mütterliche Blut ist, letzterem Sauerstoff entziehen und dafür die überschüssige Kohlensäure ihm übergeben (S. 72). Unter dem hohen Druck in den mütterlichen Gefässen der Placenta werden aber auch aus dem mütterlichen Blute: Wasser, Eiweissstoffe und Salze in die Interstitien der Placenta transsudiren (S. 171, 172), und dieses dem Blutplasma nahe stehende Trans-

sudat kann von den unter geringerem Druck stehenden Blutgefässen der Frucht resorbirt werden, so dass auf diesem Wege der Foetus ausser dem für die Lebensprocesse unentbehrlichen Sauerstoff auch noch die zu seiner Ernährung und seinem Wachsthum erforderlichen Stoffe, in erster Linie die Eiweissstoffe und Salze erhält. Während des intrauterinen Lebens wird dem Foetus der Sauerstoff ausschliesslich durch die Placenta zugeführt: auch wenn die Lungen sich vollständig entwickelt haben, liegen sie collabirt, atelectatisch (S. 95) in der Brusthöhle, und es kommt erst dann zu einer Inspirationsbewegung, wenn die Communication des Fötalblutes mit dem Mutterblut d. h. des Fötus mit der Placenta abgeschnitten wird.

Kreislauf des Fötus. Mit der Entstehung der Allantois und dem durch sie hergestellten Placentarkreislauf (bei den grossen Säugethieren vom Anfang des dritten Monats bis zum Ende des Fötallebens) erlischt der erste sog. Dottersackkreislauf (S. 562. Fig. 84). Die Differenzirung des Herzens anlangend, so wird zuerst ein pulsirender Venensack und Aortenbulbus am Herzschlauch, der zur Herzkammer wird, bemerkbar. Dann tritt sowohl in der Kammer wie im Venensack eine Scheidewand auf, wodurch beide in eine rechte und linke Hälfte zerfallen; die rechte Vorkammer steht mit der linken durch eine in der Scheidewand bleibende Oeffnung, das Foramen ovale, in Verbindung. Dann entwickeln sich die grossen vom Herzen abgehenden Arterien; von dem linken Ast der Pulmonalarterie entwickelt sich eine Verbindung zum Aortenbogen durch den Ductus Botalli. Die Circulation im Fötus erfolgt nun folgendermassen (Fig. 90). Die beiden Art. umbilicales, die Hauptäste der Aa. iliacae, leiten das Blut des Fötus durch den Nabelstrang (Funiculus umbilicalis) in die Placenta, woselbst der Austausch mit dem mütterlichen Blut stattfindet. Die V. umbilicalis führt das zur Ernährung und Athmung des Fötus taugliche, arteriell gewordene Blut durch den Nabelstrang zur Leber. Ein Theil davon ergiesst sich in die Leber und gelangt durch die V. hepatica in die V. cava inf., ein anderer geht durch den Duct. venosus Arantii direct in die V. cava inf., welche das aus den unteren Extremitäten zurückkehrende venöse Blut des Fötus enthält. Der oberhalb der Leber gelegene Theil der V. cava inf. führt also gemischtes (arterielles und venöses) Blut zu dem rechten Vorhof (Atrium dextrum). Hier mischt sich das Blut wieder mit dem venösen der V. cava superior, sodass gemischtes Blut, sowohl in die rechte Kammer (Ventric. dext.) als durch das Foramen ovale in die linke Vorkammer (Atr. sin.) einströmt. Vermöge anatomischer Verhältnisse strömt indess das venöse Blut der V. cava sup. zumeist in die rechte Kammer, das gemischte der V. cava inf., Dank der an ihr angebrachten Klappenvorrichtung, zumeist in die linke Vorkammer. Da nun die Lungen collabirt, also das Gebiet der Pulmonalarterie wenig entfaltet ist, so ergiesst sich von dem aus dem rechten Herzen in die Pulmonalarterie ausgetriebenen Blut ein Theil durch den Ductus Botalli (Duct. art.) in die Aorta. Das gemischte Blut der V. cava inf. gelangt aus dem rechten Vorhof durch das For. ovale in den

Fig. 90.



Kreislauf des Fötus.

linken Vorhof, von da in die linke Kammer und in den Anfangstheil der Aorta, sodass die vom Aortenbogen abtretenden Aa. carotides und subclaviae mit gemischtem, aber mehr arteriellem Blut gespeist werden. In die Aorta descendens strömt durch den Duct. Botalli das mehr venöse Blut des rechten Ventrikels, sodass das Stromgebiet der Aorta descendens, also auch die Nabelarterien mit mehr venösem als arteriellem Blut gespeist werden. Es ist also hinsichtlich der Ernährung die obere Körperhälfte gegenüber der unteren bevorzugt und daraus auch erklärlich, dass in den früheren Perioden der Entwicklung die obere Hälfte der unteren stets vorauseilt.

Erfolgt nun bei der Geburt der Frucht die Loslösung der Placenta und damit die Aufhebung des Placentarkreislaufes, so wird das Blut des Fötus schnell venös d. h. sauerstoffarm und kohlensäurereich und damit der Reiz des die Med. oblong. umspülenden Blutes so stark, dass durch Erregung des Athemcentrums (S. 442) die erste Inspirationsbewegung ausgelöst wird. Infolge davon werden die Lungen des Fötus ausgedehnt und das Pulmonalgefässgebiet so entfaltet, dass von diesem Zeitpunkt ab das Blut des rechten Ventrikels allein in die Lungenarterie getrieben, dort arterialisirt wird und arteriell durch die Lungenvenen in den linken Vorhof einströmt. Dadurch steigt der Druck in dem linken Vorhof so an, dass er dem im rechten Vorhof, in welchen wegen Fortfalls der Placentarcirculation weniger Blut aus der V. cava inf. gelangt, zum mindesten das Gleichgewicht hält oder ihn gar übersteigt; ein Uebertritt des Blutes aus dem linken Vorhof in den rechten bei Ueberdruck im linken wird durch die ventilartige Klappe des For. ovale verhindert. Ferner sinkt, sobald der Lungenkreislauf sich entfaltet hat, der Druck im rechten Herzen so sehr, dass kaum noch Blut in den Duct. Botalli von der Lungenarterie aus gelangt, daher mangels des Innendrucks seitens seines Inhaltes der Duct. Botalli durch Contraction seiner Wandung stark verengt wird, dann beginnen die Wandungen zu wuchern und verwachsen zu einem soliden Strange. Mit der Unwegsamkeit dieses Verbindungsstückes zur Aorta descendens sinkt der Druck in letzterer so sehr, dass er nicht mehr die Placentarcirculation zu unterhalten vermag; infolge der ausserordentlichen Verlangsamung des Blutstroms und unterstützt durch andere noch unbekannte Momente gerinnt das Blut in den Nabelarterien; die Nabelarterien veröden und werden in ihrem Verlauf innerhalb der Bauchhöhle des Neugeborenen zu den seitlichen Bändern der Harnblase. Ebenso verengt sich die Nabelvene und damit auch der Duct. venosus Arantii, sie veröden und werden zu soliden Strängen, und zwar wird das Stück der Nabelvene innerhalb der Bauchhöhle des Neugeborenen zum Nabelband (Lig. teres) der Leber. Bei den Wiederkäuern ist das Lig. teres nicht so ausgesprochen, wie beim Menschen und bei den Einhufern. Der nach der Geburt sich entwickelnde Kreislauf besteht durch das ganze Leben.

Die Zeit, die von der Befruchtung des Eies bis zur Ausstossung

der reifen Frucht verfliesst, nennt man Schwangerschaft oder Gravidität (beim Menschen), Tragezeit oder Trächtigkeitsdauer (bei Thieren). Sie beträgt beim

Mensch	40	Wochen
Elephant	90	„
Giraffe	63	„
Pferd	48	„
Rind	40	„
Schaf und Ziege	20-22	„
Schwein	17	„
Hund	9	„
Katze	8	„
Kaninchen	5	„

Geburtsakt. Während der Gravidität hat die Uterusmuskulatur eine ungeheure Massenzunahme erfahren (S. 566), und gegen Ende der Gravidität erfolgen Contractionen der glatten Muskelfasern, nach Simpson u. A. wahrscheinlich angeregt durch die um diese Zeit eintretende Verfettung der Deciduazellen, wodurch der Zusammenhang zwischen Uterus und Ei gelöst und die Uterusnerven gereizt werden. Diese klonischen Contractionen der Muskulatur nehmen an Intensität und Dauer zu und sind mit starker Schmerzhaftigkeit verbunden (S. 469), weshalb sie auch „Wehen" heissen. Nach den Beobachtungen von Hensen ist die Contraction des Uterus hierbei eine totale. Unter dem Druck der Contractionen des Uteruskörpers wird der vorliegende Eitheil gegen den inneren Muttermund getrieben und dieser auseinandergedrängt, dann rückt die Eispitze in den Mutterhalscanal vor, drängt auch den äusseren Muttermund auseinander, der über den vorliegenden Theil zurückgezogen wird; nunmehr bilden Uterus und Vagina eine Höhle. Unter dem Druck platzen die Fruchthüllen meist an der vorgedrängten Eispitze, das Fruchtwasser fliesst ab, nun wird die Trennung des so verkleinerten Eies vom Uterus eine noch vollständigere. Durch die an Stärke zunehmenden Contractionen des Uterus, welche noch durch die Aktion der Bauchpresse (S. 93) unterstützt werden, wird das Ei und bald danach die Eihüllen mit der Placenta ausgetrieben. Die durch die Lösung der Placenta eröffneten weiten Blutgefässe des Uterus werden durch die kräftige Contraction desselben stark comprimirt und dadurch jede weitere Blutung verhindert. Sind mehrere Eier zur Entwicklung gelangt, so werden die Foeten aus dem Uterus einer nach dem anderen mit der zugehörigen Placenta ausgestossen. Die Innervation des Uterus hat, wie bereits erörtert (S. 402, 403), ihr Centrum im unteren Theile des Lendenmarks. Indess hat Goltz auch nach Abtrennung des Lendenmarks vom übrigen Rückenmark bei einer Hündin noch einen ungestörten Ablauf des Geburtsaktes beobachtet.

Register.

A.

Abdominalschwangerschaft 547.
Abdominaltypus der Athmung 91.
Aberration, sphärische oder monochromatische 500.
Abfälle aus technischen Gewerben als Futtermittel 267.
Abklingen der Lichtempfindung 519; der Farben 526.
Abschuppung der Epidermoidalgebilde 231; Menge 231.
Absorption der Gase 73; der Lichtstrahlen 493.
Absterben des Muskels 322; des Nerven 378.
Abweichung, chromatische 510.
Accommodation 501; Vorgänge im Auge 503; Mechanismus 505; Innervation 506.
Accommodationsbreite 507.
Achromatisch 511.
Achroodextrin 115.
Acidalbumin 12, 123.
Adaptation 501.
Adäquater Reiz 458.
Aderfigur 516, 517.
Adipocire 271.
Adhäsion der Gelenkflächen 335.
Adsorption der Gase 73.
Aequivalent, mechanisches der Wärme 282.
Aërodiffusion 72.
Aëroplethysmograph 96.
Aether 493; -wellen 493, 521.
Akkord 492.
Albino 495, 500.
Albumine 11.
Allantoin 214.
Allantois 565; -flüssigkeit 565; Blutgefässe ders. 565; Persistenz ders. 568.
Allgemeingefühle 468.
Amboss 479.
Amidulin 115.
Ammen (Larven) 543.
Amnion 564; -flüssigkeit 564.
Amöboide Bewegung der farblosen Blutzellen 20; der Protozoen 296.
Amphiarthrose 334.
Ampullen 484, 492.
Amylum 105.
Anästhesie 389.
Anangische Netzhäute 514.
Anelectrotonus 379.
Anhydride 274.
Anklingen der Lichtempfindung 519.
Anpassung 555.
Anschläge an den Knochen 336.
Antagonisten 341.
Aphasie 418.
Apnoë 442.
Aponeurosen 337.
Arbeiter (der Bienen) 554.
Arbeitseinheit 282.
Arbeitsleistung der Thiere 357.
Arbeitssammler 315.
Area embryonalis 559; pellucida und opaca 560.
Aromatische Substanzen des Harns 207.
Arterien 25; Bau 39.
Arthrodie 332.
Asparaginsäure 152.
Aspiration des Blutes 100.
Assimilation der Pflanzenzellen 276.
Astigmatismus 509.
Atactisch, Ataxie 392, 421.
Atelectase 95, 96.
Athembewegungen 90; modificirte und tönende 362.
Athemcentrum 410; Einfluss des Blutes 442; der Vagi 442, 443; Erregung infolge Aufhebung des Placentarkreislaufs 572.
Athemnoth 91.
Athemorgane 88; Wassergefässsystem

88; Tracheen 88; Kiemen 89; Lungen 72, 89.
Athemzug 90; Rhythmus und Frequenz 99.
Athmung 64; Wesen und Bedeutung 88; Gasaustausch zwischen Lungenluft und Lungenblut 78; innere oder Gewebsathmung 80, 269; Mechanik 90; Druckverhältnisse 98; Rhythmus und Frequenz 99; Einfluss der Vagi 442; Selbststeuerung 443.
Athmungsgeräusche 98.
Athmungsgrösse 96.
Athmungsschwankungen des Blutdrucks 101.
Atropin 449, 506.
Aufsaugung 181; s. a. Resorption.
Auge 495; brechende Medien und Flächen 495; schematisches 496; reducirtes 498, 499.
Augenaxe 496, 528; Divergenz ders. 535.
Augenbewegungen 528.
Augenbrauen 540.
Augenhintergrund 514.
Augenleuchten 511, 512; subjectives auf electrischen Reiz 524.
Augenlider 539.
Augenlidschluss, Centrum 408.
Augenmuskeln 529.
Augenspiegel 513.
Augenstellung der Thiere 534; Magendie'sche 423.
Ausathmungsluft 65; Vergleich mit der Einathmungsluft 65.
Ausfallserscheinungen 389.
Ausflussgeschwindigkeit 41.
Ausgaben des Körpers 244.
Ausnutzung der Nährstoffe 164; der Aschebestandtheile der Nahrung 166.
Ausscheidungen aus dem Körper 200.
Ausstossung des Fötus 573.
Automatie 404.
Axenband 479.
Axencylinder 369.
Axendrehung des Herzens 34.
Axenstrom 52.

B.

Bänder an den Gelenken, Kapsel- 334; Hilfs- und Hemmungs- 336.
Bandwurm 543.
Basilarmembran 485.
Bastard 553.
Bauchpresse 93.
Bauchspeichel 146; Chemie 147; Bildung 147; Secretionsgrösse und -Druck 148; chemische Einwirkung auf die Nährstoffe 149.
Bauchspeicheldrüse 146; -Fistel 147; morphologische Veränderung bei der Secretion 147; Einfluss des Nervensystems auf die Secretion 456.
Becherlarve 560.
Beckendarm 563.
Befruchtung 552; künstliche 252; Vorgang bei ders. 553, 557.
Begattung 551; Centrum 402.
Beharrungsfutter 254.
Bell'sches Gesetz 390.
Benzoësäure 212.
Bergwelle 44.
Bewegung, Molekular- 296; Protoplasma-, amöboide 17, 296; Flimmer- 297; Muskel- 299.
Bewegungen, coordinirte 342; Orts- 342; atactische 392, 421; des Gehirns 428; Zwangs- 423.
Bienenkönigin 554.
Bier als Genussmittel 257.
Bierträber als Futtermittel 267.
Bilanz des Stoffwechsels 244; Principien der Untersuchung 245; des Menschen bei Ruhe 252; bei Arbeit 257.
Bild, reelles 495; virtuelles 495.
Bilifuscin 140.
Biliprasin 140, 160.
Bilirubin 139.
Biliverdin 139.
Blasenschluss, Centrum 402.
Blasse Muskeln 324.
Blattläuse, Generationswechsel 543.
Blicklinie 528.
Blinder Fleck 516.
Blut 6; Gerinnung 7, 8; Speckhaut 8; geschlagenes, defibrinirtes 9; Nachweis 17; Dichroismus 18; chemische Zusammensetzung 22; Menge 23; Transfusion 24, 60; -verlust 23, 60; Kreislauf 25; Umlaufszeit 54; Veränderungen des Blutes in den Lungen 71; Blutgase 74; -sauerstoff 76; -kohlensäure 77; Aspiration des Blutes 100.
Blutdruck 55; -messer 55; mittlerer 58; in den Arterien, Capillaren und Venen 58; in der Lungenarterie 60; Athmungsschwankungen 101.
Blutfarbstoff 15, 16, 17, 76.
Blutfaserstoff 8.
Blutgase 74.
Blutgefässdrüsen 176, 195; s. a. Lymphdrüsen.
Blutgerinnung 7, 8; chemischer Process dabei 21.
Blutkörperchen, rothe 8, 13; ihre Form, Grösse und Dicke 13, 14; ihr Stroma 14; ihre chemische Zusammensetzung 18; ihr Zerfall 192; Bildung aus farblosen 193.

Blutkörperchenhaltige Zellen 192.
Blutkrystalle 15.
Blutkuchen 7.
Blutmenge, absolute der Thiere 23.
Blutplättchen 21.
Blutplasma 7; Zusammensetzung 22; Veränderungen auf seiner Bahn 196; in der Leber 199; in der Niere 200.
Blutscheiben 14.
Blutserum 7; seine Zusammensetzung 12; seine Alkalescenz 13.
Blutwärme 283.
Blutwasser s. Blutserum.
Blutzellen, farblose 8, 19; Neubildung 193, 194; Umwandlung zu rothen Blutkörperchen 194.
Bogengänge 484; Function 492.
Bohnen 265.
Brechakt 131; Centrum für dens. 409.
Brechung der Lichtstrahlen 494.
Brechungsexponent 494.
Brennlinie 500.
Brennpunkt 494, 497.
Brenzcatechin 213.
Brod 264; Ausnutzung im Darm 164.
Brücke'scher Muskel 506.
Brunst 546.
Bruststimme 362.
Butter 237; als Nahrungsmittel 260.
Buttermilch 237; als Nahrungsmittel 260.
Butyrin 237.

C.

Calcium 278.
Calorie 282.
Calorimeter 286.
Canäle, halbzirkelförmige 484.
Canalis reuniens 484.
Capacität der Herzkammern und Vorkammern 338; des Darmcanals 154; der Magenabtheilungen der Wiederkäuer 132; des Blinddarms 156.
Capillaren 25; Bau 39, 40.
Capronin 237.
Cardiogramm, Cardiograph 37, 38.
Carrière 353.
Casein 12, 236; Gerinnung 124, 236; Verdauung im Magen 124; Unterschiede der Verdaulichkeit 239.
Castration 551.
Cellulose 104; Verdauung ders. 165.
Centralorgane 395.
Centren, antagonistische 426.
Centrifugale und centripetale Nervenfasern 389.
Centrirtes System 496; Gang der Lichtstrahlen durch dass. 497.
Centrum 395; im Rückenmark 401; Reflexcentren 402; spinale Schwitz- 404; Gefäss- 405; für die Lymphherzen 406; Reflex- des verlängerten Marks 408; automatische Centren 410; für coordinirte Bewegungen 422, 423; für den Stimmakt 425; Abhängigkeit von der Blutzufuhr 427.
Centrum ano-spinale 403; vesico-spinale 402; cilio-spinale 412, 449.
Cerealien 264.
Cerebrin 277.
Cerumen 230.
Chalazen 548.
Chamaeleon 297.
Charniergelenk 333.
Chemismus des Thierkörpers 268, 274; des Pflanzenleibes 275.
Chiasma nn. opticorum 525.
Chlornatrium, Chlorkalium 256, 278.
Chlorophyll, Einfluss auf den Chemismus der Pflanzenzellen 275.
Cholalsäure 140, 141.
Cholestearin 142.
Cholesterinfett 230.
Chondrin 104.
Chorda dorsalis 561; tympani 434, 455.
Chorioidea 499.
Chorion 564; -zotten 565.
Chromatische Abweichung 510.
Chylus 187; Chemie 188; -fette 189.
Chylusgefässe 187.
Chymification 127.
Chymus 127, 153.
Circulation des Blutes 25; in Pflanzenzellen 297.
Circumvasculäre Lymphbahnen 174.
Ciliarfortsätze der Chorioidea 505.
Ciliarmuskel 505.
Coagulation s. Gerinnung.
Colloide Körper 169.
Colostrum, -körperchen der Milch 237; -milch 241.
Comedonen 229.
Complementärfarben 483.
Complementärluft 96.
Concavlinsen 494, 508.
Consensuelle Pupillarreaction 430.
Consonanten 364; -bildung 366.
Consonanzen 491.
Contraction des Muskels 305, 308; der Vorkammern und Kammern des Herzens 28; Geschwindigkeit der Contractionswelle 324.
Contrast, successiver 526.
Convergenzwinkel 529, 530.
Convexlinsen 494, 509.
Coordination der Bewegungen, Centrum 422, 423.
Corpus luteum, verum und spurium 548.

Correspondirende Netzhautstellen 533, 534, 535.
Corti'sche Bögen, Zellen, Membran 486.
Costaltypus der Respiration 91.
Cotyledonen (im Uterus der Wiederkäuer) 567.
Crownglas 510.
Curare 384.
Cysticercus cellulosae 543.

D.

Dämpfung 481.
Daltonismus 524.
Darm, -canal 111, 154; -saft 152; -fistel 153; -verdauung 154; -peristaltik 155; -fäulniss 156; -gase 160; -steine 162.
Darmfaserplatte 561.
Darmrinne 563.
Darmsaft 152; chemische Einwirkung 153.
Darmzotten, Bau 184; Resorption 185.
Decidua 566.
Deckfarbe des Blutes 15.
Decubitus 457.
Decussatio pyramidum 413.
Defibrinirtes Blut 9.
Degeneration des Nerven 379.
Delle der rothen Blutkörperchen 14.
Depressor, n. 445, 451.
Descartes'sches Gesetz 494.
Descendenzlehre 555.
Deutoplasma 544, 548.
Dextrin 105.
Diabetes, mellitus 199; -centrum 412.
Diacaustik 500.
Dialyse 169.
Diastase 110; Speichel- 115; Bauchspeichel- 149.
Diastole 28; Zeitdauer 36.
Dicrotie des Pulses 50.
Diffusion, der Gase 72; der Flüssigkeiten 167.
Diphthongen 366.
Disc 127, 301.
Discoplacentariata 568.
Disdiaklasten 301.
Dissociation 270.
Dissonanzen 491.
Divergenz der Augenaxen bei den Thieren 535.
Doppelbilder 532; Vernachlässigung 539.
Dotter 545; Bildungs- 548; Nahrungs- 548.
Dottergang 563.
Dottersack 563; -kreislauf 562.
Drehgelenk 333.
Drehungsaxe des Auges 528.
Drehwurm der Schafe 543.
Drohnen 554.
Druckbild 524.
Drucksinn 465.
Ductus Botalli 570.
Ductus cochlearis 485.
Ductus venosus Arantii 570.
Durchscheinend 493.
Durchsichtig 493.
Durst 102, 468, 470.
Dyspnoë 91, 93, 442.

E.

Ekel 468.
Ektoderm 559.
Ei 544; Bau 544; Bildung 545; Reifung 547; Ausstossung aus dem Follikel 547; Vogelei 548; meroblastisch, holoblastisch 549; Chemie 548; -Schalen 548; Befruchtung 552; Reifeerscheinungen 556; Entwicklung des befruchteten 556.
Eier, der Vögel als Nahrungsmittel 263; Chemie 263.
Eigenlicht, der Netzhaut 524.
Eigenwärme 283; der einzelnen Thiere 284; Regulation 291.
Eihüllen, fötale 563.
Eingeweidewürmer 543.
Eisen 279.
Eiterkörperchen 20.
Eiweisskörper, chemische Eigenschaften 11, 12; Fäulniss 157.
Ejaculation 551; Centrum für dies. 403.
Elasticitätsgesetz 303.
Elastin 39.
Elastische Elemente 39; Fasern 39; Gewebe 39.
Electrische Erscheinungen an den Muskeln 326; an den Nerven 384; an den Drüsen 387; der electrischen Fische 388.
Electrische Oberflächenspannung 326.
Electrische Zeitmessung 311.
Electromotorische Kraft des Muskel- und Nervenstroms 385.
Electrotonus des Nerven, physiologischer 379; physikalischer 385.
Embryonalanlage 560.
Embryonalfleck 559.
Emmetropie 508.
Empfindlichkeit 389; rückläufige 392.
Empfindung 457; Irradiation 427.
Empfindungskreis 463.
Emulsion 149.
Endapparate der Sinnesnerven 458.
Endkolben 460.
Endolymphe 486.

Endscheibe 302.
Energie, potentielle des Muskels 310; specifische der Sinnesnerven 458.
Entoderm 559.
Entoptische Erscheinung 517, 526.
Entozoen 543, 544.
Epiblast 559.
Erbrechen 131, 409.
Erbsen 265, 266,
Erbsversuch der Aristoteles 465.
Erection 551.
Ergänzungsluft 96.
Erhaltung der Kraft, Gesetz der 282.
Erhaltungsfutter 254.
Ermüdung des Muskels 319; des Nerven 378; der Netzhaut 520.
Ermüdungsluft 469.
Ernährung, einseitige 106; des Fötus 527.
Erregbarkeit des Muskels 305, 320; des Nerven 377; örtliche 378; Modification der 381.
Erregung, isolirte des Nerven 372.
Erstickung 86, 404.
Erythrodextrin 115.
Eupnoë 91, 442.
Excremente 161.
Excrete 201.
Explosivae 366.
Exspiration 92; ruhige und angestrengte 92; elastische Spannung 97; -Druck 98, 99.
Exspirationsluft s. Ausathmungsluft.
Extractivstoffe 12; des Muskelfleisches 261.

F.

Faeces 161.
Falsetstimme 362.
Farben 521; gesättigte 522; -Mischung 522; Complementär- 523; Grund- 523; Theorie der Farbenempfindung 523.
Farblose Blutzellen 19; ihre Form 19; ihre amöboide Bewegungen 20; ihre Zahl 20; ihre chemische Zusammensetzung 21; Neubildung 193, 194; Umwandlung zu rothen Blutkörperchen 194.
Faserzellen, contractile 299.
Fäulniss, -Gährung 110; -Ferment 110; im Darm 156; des Eiweiss 156; der Kohlehydrate 157; der Fette 158; der Cellulose 135, 165.
Federmanometer 57.
Federmyographion 375.
Fenster, ovales 479, 484; rundes 484.
Ferment 109; organisirte und lösliche 109; Fermentprocesse 109, 110; des Mundspeichels 115; des Magensafts 122; Labferment 124; des Bauchspeichels 149; der alkalischen Harngährung 204, 216.
Fernpunkt des Auges 507.
Fett, Eigenschaften 104; Zusammensetzung der thierischen Fette 104; Resorption 184.
Fettbildung aus Eiweiss 271; aus Kohlehydraten 272, 273; aus Fett 273; aus festen Fettsäuren 274.
Fibrillen 301.
Fibrin 8, 9, 11; Fibrinferment 22; Fibringerinnung 21.
Fibrinogene, Fibrinoplastische Substanz 21.
Filtration 169.
Finne 543.
Fischzucht, künstliche 552.
Fleisch, als Nahrungsmittel 260; Chemie 260; gekochtes, gebratenes 261; gepökeltes 262; Fleischbrühe 262.
Fleischextract, Liebig's 262.
Fleischmehl als Futtermittel 164, 267.
Fleischmilchsäure 316.
Flimmerbewegung 297.
Flimmerzellen 297.
Flintglas 510.
Flotzmauldrüsen 229.
Fluor 278.
Fluorescenz 522.
Flüssigkeiten, Diffusion 167; seröse 181.
Flüssigkeitsströmung in starren Röhren 41, 42; in elastischen Röhren 44.
Flüstersprache 364, 366.
Focus 494.
Fötalkreislauf 570.
Follikel der Lymphdrüsen 176; solitäre und Peyer'sche 193; Graaf'scher 505, 508.
Fontana'sche Bänderung 368.
Foramen ovale 570.
Fortpflanzung der Thiere 5, 541; durch Knospung 544; durch Eibildung 544.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle 49; der Contractionswelle 324; des Nervenprincips 373; der negativen Schwankung des Muskelstroms 330; des Nervenstroms 386.
Fremitus pectoralis 362.
Frequenz des Herzschlags 38; der Athemzüge 99.
Froschunterbrecher 311.
Fruchtbarkeit der Thiere 554.
Fruchthof, heller und dunkler 560.
Fruchtwasser 564.
Fruchtzucker 105.
Fühlhaare 460, 465.
Fühlhebel 49.
Fühlsphäre des Gehirns 420.
Furchung des Eies 557, 558.

Fuss der Hirnschenkel 424.
Fusssohlen, Empfindlichkeit ders. 343.

G.

Gähnen 362.
Gährungen 109; im Darm 156.
Gährungsmilchsäure 238.
Galle 137; Gallenfistel 138, 159; chemische Zusammensetzung 139; Secretion 142; Secretionsgrösse 142, 143; Secretionsdruck 144; Bildung 145; Wirkung im Darm 158; Schicksale im Darm 160; intermediärer Gallenkreislauf 160; Einfluss des Nervensystems auf die Secretion 455.
Gallenblase 138.
Gallenfarbstoff 139; Bildung 145.
Gallensäuren 140; Bildung 145, 146.
Gallensteine 142.
Galop 354.
Ganglienzellen, -Kugeln 394; Bau und Chemie 395.
Gas, Diffusion 72; Spannung 72; Adsorption, Absorption 73; Partial- oder Partiärdruck 73; Gaspumpe 74, 75; Blutgase 74; deren quantitative Verhältnisse 81; indifferente 86; irrespirable und giftige Gase 86.
Gase, im Magen 128; im Dünndarm u. Dickdarm 160.
Gastrula 560.
Gaswechsel, Grösse 70, 82.
Geburtsakt 573; Centrum 402, 403.
Gefässe s. Blut-, Lymph- und Chylusgefässe.
Gefässcentren, spinale 405; in der Med. oblong. 411.
Gefässerweiternde Nerven 453.
Gefässnerven 391, 452.
Gefässsystem, erste Anlage 562.
Gefässtonus 405, 411, 451, 453.
Gefühlssinn 458.
Gegenseitige Unterstützung beider Augen 539.
Gehen 346; des Menschen 346; der Vierfüssler 349.
Gehirn, Bau 416; Gewicht 417; Funktion der Hemisphären 417; Lokalisation in der Grosshirnrinde 418; Mittelhirn 422; Kleinhirn 423; Froschhirn 424; -Bewegungen 428; Schlaf 428; -Nerven 430.
Gehör der Thiere 490.
Gehörgang, äusserer 478.
Gehörknöchelchen 478, 479.
Gehörssinn 476; -Empfindungen 487; -Hallucinationen 490.
Gelber Fleck 514.
Gelbsucht 144.
Geldrollenartige Anordnung der rothen Blutkörperchen 14.
Gelenke 332; Kugel- 332; Nuss-, Sattel-, Charnier-, Schrauben-, Dreh- 333; straffes 334; -Schmiere 334; -Bänder 334, 336; Bedeutung des Luftdrucks 335; Kiefer- und Knie- 336.
Gemeingefühle 468.
Gemüse 266.
Generatio aequivoca s. spontanea 542.
Generationswechsel 543.
Genussmittel 257.
Geräusch 357; -Apparat 492.
Gerinnung der Eiweissstoffe 11; des Blutes 7, 11, 21; der Milch 124, 236, 239; der Lymphe 175; des Chylus 188; des Nerveninhaltes 639.
Gerste 264.
Geruch 473; Geruchssinn 473; Organe 474; -Nerv 475; -Qualitäten 476.
Geschlechtsreife 546, 551.
Geschlechtstrieb 546, 551.
Geschmack, Qualitäten 472; elektrischer 473.
Geschmackssinn 470; -Knospen 471; -Nerven 432, 437; -Organe 471.
Geschwindigkeitshebel 338.
Gesetz, Bell'sches 390; Valli-Ritter'sches 378.
Gesetz von der Erhaltung der Kraft 282.
Gesetz der peripheren Lokalisation 462.
Gesetz der Reciprocität 512.
Gesichtsempfindungen, Lokalzeichen 526; Projection nach aussen 527.
Gesichtsfeld 528.
Gesichtshallucinationen 525.
Gesichtssinn 493.
Gesichtswahrnehmung 527.
Giftige Gase 86.
Ginglymus 333.
Glanz, Empfindung des 538.
Glaskörper 496.
Gleichgewicht, dynamisches 3, 47; labiles 342; Centrum für die Erhaltung 425.
Globuline 12.
Glutin 104.
Glycerinphosphorsäure 278.
Glycocholsäure 140, 141, 160.
Glycocoll 140, 141, 160, 212.
Glycogen 197; Bildung in der Leber 197, 198.
Glycosurie 199.
Gmelin'sche Reaction 140.
Gomphosis 332.
Graaf'scher Follikel 545, 548.
Graphische Untersuchungsmethoden 37.
Gras 266.
Graue Nervenfasern 369.
Graviditätsdauer 573.

Grosshirnhemisphären, Funktion 417; Rinde 418.
Grünfutter 266.
Grundempfindende Fasern 523.
Grundfarben 523.
Grundton 358, 488, 490.
Guanin 210.
Gummi, Stärke- 105, arabisches 105.
Gymnotus 388.

H.

Haarzellen 471, 474, 486.
Haematin 16.
Haematinometer 23.
Haematoidin 17, 139.
Haemautographie 50.
Haeminkrystalle 17.
Haemocyanin 279.
Haemodromograph 54.
Haemodromometer 52.
Haemodynamik 39.
Haemodynamometer 55.
Haemoglobin 16; Krystalle 15, 16; Absorptionsbänder 17; reducirtes 17; Gehalt im Blut 18; Bindung des Sauerstoffs 76; des Kohlenoxyds 87; des Stickoxyduls 88.
Haemoglobinkrystalle 15, 16.
Haemotachometer 54.
Hafer 264.
Halbvocale 366.
Halbzirkelförmige Kanäle 484.
Hallucinationen 490, 525.
Hammer 478.
Harmonie der Töne 455.
Harn 202; Einfluss der Ernährung 202; des Menschen 203; des Affen 210; des Schweins 210; des Hundes 210; der Katze 211; des Pferdes 211; des Rindes 214; des Kalbes 214; der Ziege 215; des Kaninchens 215; -Sedimente 215; -Gährung, alkalische 216; Variationen der Harnmenge 217; Ausscheidung heterogener Stoffe 217; Harnbereitung 220; Secretionsdruck 221; Theorie der Secretion 224; Fortbewegung 225; Ausstossung 226; Einfluss des Nervensystems 455.
Harngang 565.
Harnsack 565.
Harnsäure 205; in Harnsedimenten 215.
Harnstoff 204; Endproduct der Eiweisszersetzung 205, 270; Vorstufen 271.
Hasenauge 435.
Haube (des Wiederkäuermagens) 132; Function 135, 136; der Hirnschenkel 424.
Hauptpunkte 497.
Hauptstrahl 494.
Hautabschuppung 231.
Hautathmung 232.
Hautfaserplatte 561.
Hautresorption 190.
Hauttalg 229; Chemie 229; Bedeutung 230.
Hebel, -Wirkung der Muskeln 337; Wurf- 338; Geschwindigkeits- 338; Kraft- 340.
Hebelbewegung des Herzens 34.
Hemialbumose 123.
Hemianopsie, Hemiopie 526.
Hemmung der Reflexbewegungen 425.
Hemmungsbänder 336.
Hemmungsnerv des Herzens 444, 447; der Darmbewegungen 448.
Hermaphroditen 554.
Herz 26; Bau 26, 27; Bedeutung als Pumpwerk des Blutes 29, 33; Klappenapparat 29, 30, 31; Selbststeuerung 32; systolische Form- und Lageveränderung 33; Axendrehung 34; Stoss, Shok 34; Spitzenstoss 34; Herztöne 35; Phasen der Herzthätigkeit 36; graphische Darstellung der Herzbewegung 37; Druckverhältnisse im Innern des Herzens 59; Saugkraft 34, 59; Hülfs- oder accessorische Herzen 62; Grösse seiner Arbeitsleistung 62; Innervation 445; erste Anlage 563.
Herzbeschleunigungsnerv 447.
Herzfrequenz, Schlagzahl 38.
Herzhemmungs-, Herzbeschleunigungscentrum 410, 411.
Herzschlag 28.
Herzshok 34.
Herzstoss 34.
Herzthätigkeit, Einfluss der Vagi 444.
Heu 266.
Hilfsluft 95.
Hippursäure 211; Synthese der — 274; Bildungsstätte 223.
Hirnrinde, graue 416; Verrichtungen 417.
Hirnschenkel 423, 424.
Hirse 264.
Hörnerv 489, 491.
Hörsphäre des Gehirns 420, 490.
Hohlmuskel 330.
Holoblastische Eier 549.
Homoiothermen 283.
Hornhaut 494, 495.
Hornplatten 561.
Horopter des Menschen 534; der Thiere 535.
Hühnereiweiss 12.
Hülfsherzen (accessorische Herzen) 62
Humor aqueus 495, 496.

Hunger, -Gefühl 102, 468, 469; -Zustand 102, 246.
Husten 409, 439.
Hydrobilirubin 160.
Hydrodiffusion 167.
Hydrodynamik 40, 41, 42.
Hydropsie 181.
Hydrostatik 40.
Hyperaesthesie 416.
Hypermetropie 508.
Hypoblast 559.
Hypodermatische Injektion 182.
Hypometropie 508.
Hypoxanthin 206.

I.

Icterus 144.
Idiomusculäre Contraction 384.
Imbibition 167.
Inanition 102, 246.
Indican 207.
Indifferente Gase 86.
Indifferenzpunkt 379.
Indol 157.
Indoxylschwefelsaures Kalium 207.
Inductionsströme 306, 383.
Injection, subcutane oder hypodermatische 182.
Innervation, der Athemmuskeln 93; des Herzens 445; der Darmbewegungen 448; der Blutgefässe 452; der Drüsen 454.
Innervationsgefühle 421, 466.
Inosit 317.
Inspiration 90; Abdominal- und Costaltypus 91; ruhige und angestrengte 91; elastische Spannung 97; Druck 98; erste des ausgestossenen Fötus 572.
Intercellularsubstanz 4.
Intermediärer Gallenkreislauf 160.
Invertzucker 105.
Iris 500.
Irradiation, der Empfindung 427; des Schmerzes 469; des Lichts 526.
Irrespirable Gase 86.
Irritabilität 384.
Ischaemie 428.

K.

K. s. a. C.
Kälte 467; -Punkte 467; -Schmerz 468.
Käse 238; als Nahrungsmittel 260.
Kakerlake 500.
Kalisalze 256, 278.
Kampf um's Dasein 555.
Kartoffeln 266.
Kartoffelschlempe als Futtermittel 267.
Karyokinese 4.
Katelectronus 379.
Kauen 112; Centrum für die Kaubewegungen 409.
Kehlkopf 358; -Spiegel 359; -Knorpel, -Muskeln 359, 360.
Keimbläschen 544, 548.
Keimblase 558, 559.
Keimblatt 559; äusseres 559; inneres 559; mittleres 559.
Keimfleck 544; -Hügel 545.
Kernspindel 557.
Kiemen 89.
Kieselsäure 211, 278.
Kitzel 468, 469.
Klänge, Klangfarbe 364, 490, 491.
Klappenapparat des Herzens 29, 30, 31; Insufficienz 32.
Klee 266.
Kleie 264.
Kleinhirn 423.
Klopfversuch, Goltz'scher 451.
Knochenmark 193, 194.
Knotenpunkt 497, 498.
Körperliches Sehen 535; Theorie 537.
Kohlehydrate 104; Einfluss auf die Ernährung 250.
Kohlenoxyd 87; Affinität zum Haemoglobin 87; Absorptionsbänder des Kohlenoxydhaemoglobin 87.
Kohlensäure, im Blut 77, 78; Spannung im Blut 79; in der Lungenluft 79; in den Geweben 80; Gesammtausscheidung 82; Giftigkeit 86.
Kohlenstoff 276.
Kopfstimme 362.
Kostmaass der Carnivoren 248, 251; des Menschen 252; der Herbivoren 254.
Koth 161; Ausstossung 161; chemische Zusammensetzung 162; microscopische Bestandtheile 162; Menge bei verschiedener Ernährung 163.
Kraft, lebendige und Spann- 281; Gesetz von der Erhaltung der 282; Muskel- 313; Quelle der Muskel- 320.
Krafthebel 340.
Kreislauf, des Blutes 25; Körper- 26; Lungen- 26; Lehre vom 39; Mechanik 46, 47; Schema 48; Dauer 54; der Stoffe in der Natur 279; Dottersack- 562; Placentar- 567, 570; definitiver 572.
Kreatin 317.
Kreatinin 206.
Kresol 157.
Kreuze, Ranviersche 370.
Kreuzung der Leitungsbahnen 413; der motorischen in den Pyramiden 413.
Krystalllinse des Auges 496; Formveränderung bei der Accommodation 503.

Krystalloide Körper 168.
Kugelgelenk 332.
Kumys 244.
Kupfer 279.
Kurzsichtigkeit 508.
Kymographion 56, 57.
Kynurensäure 211.

L.

Labdrüsen des Magens 121.
Labferment 124.
Labmagen (der Wiederkäuer) 133; chemische Vorgänge darin 137.
Labyrinth 484.
Lachen 363.
Lackfarbe des Blutes 15.
Lagophthalmus 435.
Lamina spiralis 484.
Lanolin 230.
Larven 543.
Laryngoscopie 359.
Lasttragen 356.
Laufen 352.
Lebendige Kraft 281.
Lebensdauer 541.
Lebensknoten 410, 442.
Leber, Bau 144; Zerfall rother Blutkörperchen darin 192; Glycogenbildung 196, 197; Veränderungen des Blutes darin 199; Einfluss der Nerven auf die Secretion 455.
Lecithin 277.
Leguminosen 265.
Leim 104, Bedeutung für den Stoffwechsel 250.
Leimpepton 125.
Leinkuchen als Futtermittel 267.
Leistungen des Thierkörpers 4, 281; Quelle derselben 282, 283.
Leitung im Nerven 372.
Leuchten der Augen 541, 542.
Leuchtende Körper 493.
Leucin 152.
Leukocyten 19.
Licht 493; -Strahlen 493; Irradiation 526.
Lichtempfindung 516, An- u. Abklingen 519; Intensität und Qualität 521.
Lidschlag 540.
Linsen 265; Glas- 494, 508.
Lipaemie 12.
Lokalisation der Hautgefühle, periphere 461; Gesetz 462; im Gehirn 418, 419, 420.
Lokalzeichen 461, 526.
Luft, atmosphärische, ihre Zusammensetzung 64; Gehalt an Wasserdampf 65; Nothwendigkeit der Lufterneuerung 89; rückständige 95; vorräthige, Hilfs- 95; Ergänzungs 96.
Lungen, Veränderungen des Blutes darin 71; Bau 71; Athemorgan 80; Formveränderung und Bewegung bei der Athmung 96, 97; elastische Spannung 96.
Lutein 13.
Lymphdrüsen, Bau 176; Bedeutung 177, 193.
Lymphe, Chemie 174, 175; Ursprung der farblosen Blutzellen 176, 177; Triebkräfte für die Fortbewegung 178, 179; Aspiration 180; Menge 181.
Lymphgefässe 172; Bau 174: Wurzeln 172; Stomata 173; circumvasculäre 174; Klappen 174.
Lymphherzen 178; Centrum 406.

M.

Mästung 250, 254, 255.
Magen 120; -Drüsen 121; -Saft 121; -Fistel 121, 122; -Bewegungen 126; -Gase 128; des Hundes 126; des Pferdes 129; des Schweins 129; des Menschen und Affen 128; der kleinen Herbivoren 130; der Wiederkäuer 132.
Magendie'sche Augenstellung 423.
Magensaft 121; Ferment darin 122; vom Menschen und Carnivoren 122; Wirkung auf Eiweiss 123; auf Milch 124; auf Leim 125; Bildung desselben 125.
Magnesium 279.
Mais 264.
Malapterurus 388.
Maltose 115.
Malzkeime als Futtermittel 267.
Manègebewegung 423.
Mangan 279.
Manometer 41, 55; Feder- 57.
Mariotte's blinder Fleck 516.
Markscheide 369.
Mastdarmschluss, Centrum 402, 403.
Mastfutterstoffe 265, 266.
Mechanik des Herzens 26; des Kreislaufs 46, 47; der Athmung 90; der Verdauung 108.
Medullarplatten, -Rohr, -Wülste 560, 561.
Mehl 264.
Meliorationsfutter 254, 255.
Melken, gebrochenes 243.
Melliturie 199.
Membrana basilaris 485; tectoria 486; nictitans 540; granulosa 545.
Membrandiffusion 167.
Menière'sche Krankheit 492.
Menstruation 546.
Meroblastische Eier 549.

Mesoblast 559.
Mesoderm 559.
Metamorphose, regressive der Eiweisskörper 270.
Micropyle 553.
Milch 106, 235; Chemie 239; Gerinnung 236; Gährung 238; Asche 239; der verschiedenen Säugethiere 239; Bildung 240; Secretionsgrösse 240; Einfluss der Nahrung auf die Bildung 241, 242; Einfluss der Muskelbewegungen 243; anderer Momente 243; Milch als Nahrungsmittel 259; Saure Milch als Futtermittel 267; Einfluss des Nervensystems auf die Secretion 456.
Milchdrüsen 235; Bau 240; Veränderung der Drüsenzellen bei der Secretion 240.
Milchkügelchen 236.
Milchsaft 187, s. Chylus.
Milchsäure 238, 316.
Milchzucker 105, 238.
Millon's Reagens 11, 152.
Milz, Bau 139; Neubildung farbloser Blutzellen darin 194; Zerfall rother Blutkörperchen darin 192; Functton 195; Chemie 195.
Mischfarben 522.
Mischungsbestandtheile der Organismen 276.
Mitbewegung 426.
Mitempfindung 426.
Mitose 4.
Mittelhirn 416, 422.
Mittelplatte 561.
Mittelscheibe 302, 308.
Molken 238, 260.
Monochromatische Aberration 500.
Morgagni'sche Ventrikel 361.
Morula 558.
Mouches volantes 527.
Mucin 114.
Müller'sches Ventil 70; -Versuch 482.
Mundsaft. Mundspeichel 113, 114; Ferment darin 115; Einfluss des Nervensystems auf die Secretion 454.
Muskel, -Fasern 299, 300; -Scheiben 301; -Prismen 301; Chemie 302; Ueberleben 303, 322; Elasticität des ruhenden 303; des thätigen 309; -Reize 305; -Verkürzung 305; -Tetanus 305; Form- und Volumenveränderung bei der Verkürzung 308, 309; Grösse der letzteren 309; zeitlicher Verlauf der Zuckung 309; Hub und Kraft 313; Arbeitsleistung 314; -Geräusch 315; chemische Vorgänge 316; Wärmebildung 317; Ermüdung 319; Quelle der -Kraft 320; -Starre 322; isolirte Reizung 324; blasse 324; glatte 325; Peristaltik 325; electrische Erscheinungen 326; Verwendung im Körper 330; willkürliche und unwillkürliche 331; Hebelwirkung 337.
Muskelfasern, quergestreifte des Herzens 27; glatte der Arterien und Venen 39, 40; Bau 299, 300.
Muskelkästchen 301, 308.
Muskelplasma 323.
Muskelserum 323.
Muskelsinn 392, 466.
Muskelstarre 322.
Mutiren der Stimme 361.
Mydriaka 449.
Myelin 369.
Myographion 304, 310; Feder- 375.
Myopie 508.
Myosin 317, 323.
Myotika 449.

N.

Nabel 565.
Nabelarterie, -Vene 567; -band 572.
Nabelblase 563.
Nabelstrang 570.
Nachbilder 519, positives 520; negatives 520; farbige 526.
Nachdehnung 303, 304.
Nachschwingung 481.
Nackenstich 410.
Nährsalze 106; Bedeutung für den Stoffwechsel 256.
Nährstoffe 103, 259.
Näselnd 366.
Nahepunkt des Auges 468.
Nahrung 103; zweckmässige 251, 252, 254.
Nahrungsdotter 548, 549.
Nahrungsmittel 103, 106, 259; animalische 259; vegetabilische 259, 263.
Nahrungsmittel, pflanzliche, Gehalt an Kalisalzen 267.
Natronsalze 256, 278.
Nebennieren 196.
Negative Schwankung des Muskelstroms 329; Fortpflanzungsgeschwindigkeit 330; des Nervenstroms 386.
Neigungsströme 329.
Nerveneinfluss auf die Drüsensecretion 404, 454; Speichel 454, Thränen, Galle, Harn 455, Bauchspeichel, Milch, Schweiss 456; auf die Eigenwärme der Thiere 294.
Nervenendknöpfchen 460.
Nervenendknospen, -Platte 370, 371; -Kolben 460.
Nervenerregung, Fortpflanzungsgeschwin-

digkeit 373; allgemeines Gesetz der 382, 383.
Nervenfasern, Bau 368, graue 369; Endigungen in den Muskeln 370, 371; Chemie 371; Ueberleben 372; isolirte Erregung 372; Reizarten 373, Tetanus 376; Erregbarkeit 377; Absterben, Ermüdung 378; Degeneration 379; physiologischer Electrotonus 379; Zuckungsgesetz 381; allgemeines Gesetz der Erregung 382; electrische Erscheinungen 384; doppelsinniges Leitungsvermögen 387; centripetale und centrifugale 389; sensible 389; sensible Muskelnerven 391; temperaturempfindende 467; trophische 457.
Nervenmark 369; Einkerbungen 370.
Nervenprincip 371; Fortpflanzungsgeschwindigkeit 373.
Nervensystem, Allgemeines 367, 368.
Nervus phrenicus 410; oculomotorius 430; trochlearis 431; abducens 431; trigeminus 431; facialis 434; glossopharyngeus 437; hypoglossus 438; vagus, accessorius 438, 439; depressor 445, 451; Jacobsonii 437, 451; sympathicus 445; accelerans cordis 447; splanchnicus 448, 450.
Netzhaut 514; s. Retina.
Neurilemma 369.
Neurin 278.
Neuroglia 395.
Neurokeratin 369.
Neuroparalytische Entzündung 433, 441.
Neutralisationspräcipitat 123.
Newton's Abkühlungsgesetz 286; Druckfigur 524.
Nickhaut 540.
Nieren, Veränderungen des Blutes darin 200; Bau 218; Secretion 220; Einfluss der Nerven auf die Secretion 455.
Niesen 408.
Noeud vital 410, 442.
Normalsichtigkeit 508.
Nuclein 21.
Nussgelenk 333.

O.

Oberton 358, 488, 490, 491.
Octave 487.
Oedem 181.
Oelkuchen als Futtermittel 267.
Oelsäure 104.
Ohr 477; -Muschel 477; -Trompete 482.
Ohrenschmalz 230, 478.
Olein 104.
Ophthalmometer 503.
Optische Täuschung 532, 538.
Optogramm 519.
Optometer 506.
Organismus 3, 296; Vergänglichkeit und Fortpflanzung 541.
Orthopnoe 91.
Orthoskop 505.
Ortssinn der Haut 461.
Osteoporose 257.
Otolithen 486, 492.
Ovarialschläuche 545.
Ovarium, Bau 544. 545.
Oxalsäure im Harn 207; im Harnsediment 216.
Oxydation in den Geweben 80, 268, 269.
Oxyhaemoglobin 16; -Krystalle 15, 16; Sauerstoffbindung 76.

P.

Palmitin 104, -Säure 104.
Pancreas s. Bauchspeicheldrüse.
Pancreaspepton 151.
Pancreatischer Saft s. Bauchspeichel.
Panophthalmie 433.
Pansen, Bau 132; chemische Vorgänge darin 134.
Papillarmuskeln des Herzens 28, 29.
Papille der Sehnerven 514.
Paralytische Sekretion 455.
Parelectronomie 329.
Parenchymflüssigkeit 172.
Parotis 117, 118.
Parthenogenesis 554.
Partial- (Partiär-) Druck der Gase 73.
Partialton 358, 490.
Passbewegung 351.
Paukenhöhle 478.
Pectin 105.
Penis, Erection 551. 552.
Pepsin 122; Wirkung 123; Bedeutung 124; Bildung 126.
Pepton 123; Leimpepton 125; Pancreaspepton 151.
Percussion 98.
Pergamentpapier (zur Dialyse) 169.
Perilymphe 484.
Peristaltik 331; des Oesophagus 119, 120; des Magens 126; des Darms 155; des Ureter 225.
Perspective 531, 536.
Perspiration 232.
Pettenkofer's Reaction 140.
Pflanzenfibrin 264.
Pflanzenschleim 105.
Phagocyten 20.
Phantasmen 525.
Phenakistoscop 520.
Phenol 157.
Phenylschwefelsaures Kalium 207.

Phosphate 256.
Phosphen 524.
Phosphor 277.
Photochemie der Netzhaut 518.
Phrenicus, n. 410.
Physostygmin 449, 506.
Piqûre 199, 412.
Placenta 567; Bildung der Pl. bei den verschiedenen Thieren 567, 568.
Placentarkreislauf 569.
Pleuroperitonealhöhle 560, 562.
Pneumatometer 98.
Pneumonie nach Vagusdurchschneidung 441.
Poikilothermen 283.
Polzelle 557.
Postmortale Temperatursteigerung 294.
Presbyopie 509.
Primärstellung der Augen 528.
Primitive Aorten 563.
Primitivrinne 560.
Primordialschlauch 3.
Productionsfutter 255.
Proglottiden 543.
Projection, der Gesichtsempfindungen nach aussen 527.
Protagon 277.
Protoplasma 3.
Protoplasmabewegung 296.
Psalter 132; Function 136.
Pseudoscopische Täuschung 538.
Psychoakustisches Centrum 420.
Psychooptisches Centrum 419.
Ptosis 430.
Ptyalin 115.
Pubertät 546, 551.
Pupillarreaction 430.
Pupille 500; Form bei den Thieren 501; -Verengerung 422, 501, 503; Erweiterung 411, 449; Einfluss des Sympathicus und Oculomotorius 449.
Puls 49; -Zeichner 49, 50; Dicrotie, Tricrotie 50; Grösse, Schnelligkeit, Härte 51; venöser 101.
Pulsation des Herzens 28, 445.
Pulswelle 48; Fortpflanzungsgeschwindigkeit 49.
Purkinje'sche Aderfigur 516, 517.
Purkinje-Sanson'sche Bildchen 508, 504.

Q.

Quakreflex 425.
Quellung 167.

R.

Rachitis 257.
Raddrehung des Auges 529.
Radiivectoren 337.
Rahm 150, 236, 237.
Randvene 563.
Rapskuchen als Futtermittel 267.
Rauhfutter 164, 266.
Raumsinn der Haut 464; der Augen 532.
Reciprocität, Gesetz der 512.
Reductionsprocesse 269, 274.
Reflex, Quak- 425; -Hemmung 426; -Bewegung 397; geordnete 399; ungeordnete 399; -Zuckung 398; -Zeit 398; -Krampf 399; -Gesetze 400; -Tonus, chemischer -Tonus 406, 407.
Reflexion der Schallwellen 477; der Lichtstrahlen 493, 494.
Regio olfactoria 474.
Register, der Stimme 362.
Regressive Metamorphose der Eiweisskörper 270.
Regulation der Athmung 442, 443; der Herzthätigkeit 444.
Reibungslaute 366.
Reifeerscheinungen am Ei 556.
Reis 264.
Reitbahngang 423.
Reize, Muskel- 304, 305, 384; Nerven- 372, 373, 384.
Reizung, isolirte der Muskelfasern 324; des Nerven 372.
Reizung, mittelbare und unmittelbare 383.
Reizungsröhre, feuchte 377.
Rejection 135.
Remak'sche Fasern 369.
Rennlauf 354, 355.
Residualluft 95.
Resonanz 481.
Resonatoren 364.
Resorption, interstitielle 182; im Darm 182; durch Hydrodiffusion 182; im Magen und Dünndarm 183; durch die Darmzotten 184, 185, 186; Resorptionsfähigkeit des Darms 189; durch die Haut 190.
Respirationsapparate 66; von Regnault und Reiset 67; von Pettenkofer 61, 68, 69.
Respiratorischer Quotient 82.
Retina 514; Bau 514; lichtempfindliche Elemente 516; Unterscheidungsvermögen 517; Art der Erregung 518; deren zeitlicher Verlauf 519; Ermüdung 520.
Rhodankalium 114, 208.
Rhythmus der Herzthätigkeit 28, 36; der Athembewegungen 90, 99.
Richtungslinie 499.
Richtungsköper 557.
Riechnerv 475.
Riechsphäre des Gehirns 422.

Riechstoffe 475, 476; -Zellen 474.
Rinde, graue Hirn- 416; motorische -Centren 418; sensorielle und sensible Felder 419, 420, 421, 422.
Ringmuskeln 331.
Rippen, Bewegung bei der Inspiration 91.
Roggen 264.
Rohrzucker 105.
Rollbewegung 423.
Rotation in den Pflanzenzellen 297; in den Gelenken 333.
Rothblindheit 524.
Rothe Blutkörperchen 13; geldrollenartige Anordnung 14; Senkungsvermögen 14; Stern- und Maulbeerform 15; chemische Zusammensetzung 18; Zahl 19; Sauerstoffträger 76.
Rückenfurche 560.
Rückenmark 393; Bau 395; Reflexthätigkeit 397; Centren 401; Automatie 404; Leitungsbahnen 412; -Nerven 390.
Rückständige Luft 95, 96.
Rückwärtsgehen 355.
Ruhender Muskelstrom 327; Nervenstrom 384, 385.

S.

Sacculus 484.
Saftkanälchen 172.
Salze, Bedeutung für den Stoffwechsel 106, 256.
Salzhunger 106, 256.
Salzsäure des Magensaftes 122, 123, 124, 125, 129.
Samen 549; -Körperchen 549, 550; -Plasma 551; Chemie 551; Bildung reifen Samens 551; Absonderung 551, 552; Bedeutung für die Befruchtung 552, 553.
Sammellinsen 494, 510.
Sanson'sche (Purkinje'sche) Bildchen 503, 504.
Sarcina ventriculi 127.
Sarcolemma 301.
Sattelgelenk 333.
Sauerstoff 276; Nothwendigkeit seines steten Zutritts 88; in der Luft 64; im Blut 74; Bindung an Haemoglobin 76; Gesammtaufnahme 82; Folgen des Sauerstoffmangels 85, 86.
Scala tympani vestibuli 484.
Scatol 157.
Schall 476; -Leitung 477; -Wellen 477; -Geschwindigkeit 477.
Schallleitung durch das äussere Ohr 477; durch die Paukenhöhle 478; durch die Kopfknochen 483; durch das Labyrinth 486.
Schauder 468, 469.
Scheiner's Versuch 506.
Schematisches Auge 496.
Schielen 430, 431, 530.
Schilddrüse 196.
Schizomyceten 297.
Schlaf 428.
Schlagzahl des Herzens 38.
Schlauchwelle 44; Geschwindigkeit 45.
Schleim 114; -Absonderung 233.
Schlempe als Futtermittel 267.
Schleimdrüsen des Magens 121.
Schlickermilch als Futtermittel 267.
Schliessmuskel 331.
Schliessungszuckung 381.
Schlingakt, Schlingen 118; Centrum 408.
Schlittenmagnetelectromotor 307.
Schluchzen 362.
Schluckakt, Schlucken 118; Centrum 408.
Schlüssel, Vorreiber- 307.
Schlundrinne 133.
Schmeckbecher 471; -Zellen 471.
Schmerzempfindung 468, 469; Irradiation 469.
Schnarchen 363.
Schneckenkanal, häutiger 485.
Schraubengelenk 333.
Schritt des Menschen 348, der Vierfüssler 351.
Schwarz 493; schwarze Pupille 511.
Schwebungen der Töne 491.
Schwefel 277.
Schwefelsäure 273, freie 277.
Schwefelwasserstoff, Giftigkeit 88.
Schweiss 226; Chemie 227; Grösse der Sekretion 228.
Schweissdrüsen, Bau 226; Verbreitung 227; Einfluss der Nerven auf die Sekretion 456.
Schwerpunkt 342; des Menschen 342; der Vierfüssler 344.
Schwitzen, spinale Centren 404; Centrum in der Med. oblong. 411.
Sebum cutaneum 229.
Segelventile des Herzens 29.
Sehaxe 528.
Sehen, Einfach- und Doppel- 533; monoculares 530; binoculares 532; körperliches 535.
Sehhügel 416, 422, 423, 425.
Sehloch 500.
Sehnen 302, 337.
Sehpurpur, Sehroth 518.
Sehschärfe 518.
Sehsphäre des Hirns 419, 420; Beziehungen jeder Netzhaut zu beiden Sehsphären 525.
Sehstrahl 499.
Sehwinkel 499, 530.
Sekrete 108.

Sekretion, Allgemeines 108; des Speichels 114, 115; morphologische Veränderung der Drüsenzellen dabei 117, 118; des Magensafts 121, 125; der Galle 142; des Bauchspeichels 147; der Milch 240; paralytische 455.
Sekretorische Nerven 454.
Sekundärstellung der Augen 529.
Selbststeuerung der Athmung 443; des Herzens 32.
Selbstverdauung des Magens 126.
Selectionstheorie, Darwin's 556.
Semilunarklappen des Herzens 31.
Sensibilität 389.
Sensibilité récurrente 392.
Sensible Nerven 389; -Muskelnerven 391.
Seröse Flüssigkeiten 181.
Serumalbumin 12.
Serumglobulin 12.
Sesambeine 339.
Seufzen 362.
Silicium 278.
Sinne, Allgemeines 457; Gefühlssinn 458; Geschmackssinn 470; Geruchssinn 473; Gehörssinn 476; Gesichtssinn 493.
Snell'sches Gesetz 494.
Spaltpilze, Bewegung 297.
Spaltung 109, 270; einfache 109, 270; hydrolytische 109, 270; oxydative 270.
Spaltungsprocesse 109, 110, 270, 274.
Spannkraft 281.
Spannung des Blutes 55.
Spannungsdifferenzen, elektrische 326.
Specifische Energie 458.
Speckhaut des Blutes 8.
Spectralfarben 510, 521, 522.
Speichel, gemischter 114, 115; Parotis-, Submaxillaris-, Sublingualis- 116; Bauch- 146.
Speicheldiastase 115; Bauch- 149.
Speicheldrüsen 114; Bau 116; morphologische Veränderungen bei der Sekretion 117, 118; Einfluss der Nerven auf die Sekretion 454.
Speichelfistel 116.
Speichelsteine 114.
Speiseröhre 120; peristaltische Bewegung 119; antiperistaltische Bewegung 132.
Sperma 549.
Spermatozoen 549.
Sperrgelenk 480.
Sphärische Aberration 500.
Sphincteren 331.
Sphygmogramm 50.
Sphygmograph 49, 50.
Spiegel 494.
Spinalganglion 390, 392.
Spirometrie 94, 95.
Spitzenstoss des Herzens 35.
Sprache 364; Vocale 364; Consonanten 366; Beziehungen des Gehörs zur 367.
Sprung, Sprunglauf 353.
Stäbchenschicht der Netzhaut 514.
Stadium der latenten Reizung des Muskels 310; der steigenden und sinkenden Energie 310.
Stannius'sche Versuche 446.
Stearin 104.
Stehen 342; des Menschen 342; der Vierfüssler 344.
Stenson'scher Versuch 427.
Stereoskope 536, 537.
Stickstoff 277; in der Luft 64; im Blut 78; Ausscheidung von -Gas 71; als Maass der Eiweisszersetzung 245.
Stickoxyd 88.
Stickoxydul 89; Affinität zum Hämoglobin 89.
Stimmakt, Centrum 425.
Stimme 357; Stimmbänder 358; -Ritze 358, 359; Höhe und Tiefe 361; Brust-, Falset- oder Kopf- 362; -Lagen 362; der Thiere 363.
Stoffwechsel 4, 5, 6; allgemeiner 245; im Hungerzustand 246; bei Carnivoren 248; beim Menschen 251; bei den Herbivoren 253; Einfluss der einzelnen Nährstoffe 248, 249, 250; der Nährsalze 256; der Genussmittel 257; der Arbeit 257; der Lufttemperatur 258.
Stomata 173.
Streifenhügel 416, 422, 423.
Stroboskopische Scheibe 520.
Stroh 107, 266.
Stroma der rothen Blutkörperchen 14.
Stromdichte 382.
Stromgeschwindigkeit des Blutes 51; in den Blutgefässen 52; Methoden zur Bestimmung 52, 53, 54.
Stromuhr 53.
Subcutane Injection 182.
Sublingual- und Submaxillardrüse 114, 116, 117.
Suffocation 86.
Sympathicus, als Centralorgan 445; als Leitungsorgan 448.
Symphysen 332.
Synchondrosen 332.
Synergeten 341.
Synovia 334, 335.
Synthetische Processe im Thierkörper 274; im Pflanzenleib 275.
Syntonin 123.
Systole 28; Zeitdauer 36.

T.

Taenia 543.
Talgdrüsen 229.
Tapetum der Thiere 511, 512.
Tastfeldchen 463.
Tasthaare 460, 465.
Tastkörperchen 459; -Zellen 458, 459.
Tastvermögen der Haut 464.
Taurin 141.
Taurocholsäure 140, 141.
Täuschungen, optische 532, 538.
Temperatur des Blutes 283.
Temperatursinn 467.
Temperatursteigerung, postmortale 294.
Temperaturtopographie 285.
Tensor chorioideae 430, 505; tympani 481.
Tertiärstellung der Augen 529.
Tetanomotor 377.
Tetanus, des Muskels 305; Arbeitsleistung 315; chemische Vorgänge 316; des Nerven 376; Oeffnungs- 381; secundärer 383; Reflex- 399; traumaticus 400.
Thalwelle 44.
Thaumatrop 520.
Thermoelektrische Messung 318.
Thorax, Formveränderungen bei der Einathmung 94.
Thränen, Chemie und Absonderung 234, 455, 540; -Organe 540; -Ableitung 540.
Thränendrüse, Einfluss der Nerven auf die Sekretion 455.
Thränenschicht 495.
Thymusdrüse 194.
Timbre 357, 490.
Todtenstarre des Muskels 322.
Töne, des Herzens 35.
Ton 357, 477, 487; Grund-, Ober- 364, 490.
Tonempfindungen 487, Theorie 488.
Tonus, Gefäss- 405, 411, 451, 453; Muskel- 406; Reflex- 407; chemischer Reflex- 407.
Torpedo 388.
Trab 352.
Tracheen 88.
Trächtigkeitsdauer 573.
Träume 429.
Tragezeit 573.
Transfusion des Blutes 24; von Kochsalzlösung 60.
Transmutationslehre 555.
Transsudat 172; seröses 181.
Transsudation, Allgemeines 171; in die Gewebe 172.
Traubenzucker 105.
Trinken 112.
Tripelphosphat 216, 279.
Trismus 400, 409.
Trochoides 333.
Trommelfell 478.
Trophischer Einfluss der Nerven 433, 441, 457.
Trypsin 151.
Tuba Eustachii 482.
Tyrosin 152.

U.

Ueberfirnissung 233, 294.
Ueberlastung 313.
Ultrarothe Strahlen 522.
Ultraviolette Strahlen 522.
Umlaufszeit des Blutes 54.
Unpolarisirbare Elektroden 327.
Unterscheidungsvermögen der Netzhaut 517.
Unterschwefligesäure im Harn 211.
Unterstützungsfläche 342.
Urachus 565.
Uraemie 224.
Urdarmhöhle 560.
Ureteren 225, 447.
Urkeim 560
Urmund 560.
Urnierenstränge 562.
Urobilin 160, 208.
Urwirbel 561; -Platten 561.
Urzeugung 542.
Uterinmilch 566.
Uterus, Blutandrang bei der Brunst 546; Veränderungen während der Gravidität 566.
Uteruscontractionen, bei dem Geburtsakt 573; Innervation 402, 403, 447.
Utriculus 484.

V.

Vagus 438; Tod nach Durchschneidung beider 440; Einfluss auf die Athembewegungen 442; Selbststeuerung der Athmung 443; Einfluss auf die Herzthätigkeit 444; auf Magen und Dünndarm 444, 445.
Valli-Ritter'sches Gesetz 378.
Valsalva's Versuch 482.
Vasa omphalo-meseraica 563.
Vasodilatatoren 453.
Vasomotorisches Centrum, in der Med.

oblongata 411; spinale 405; Nerven 452.
Vater-Pacini'sche Körperchen 458, 459, 460.
Venen 25; Bau 39.
Venenklappen 61; Bedeutung 62.
Verbrennungswärme 288.
Verdauung 102; Begriff 108; Mechanik und Chemie 108; Säfte 108, 111; künstliche 121; im Magen der Carnivoren 127; im Magen der Einhufer 129; des Menschen und Affen 128; der kleinen Herbivoren 130; durch den Bauchspeichel 149; im Darm 153; der Cellulose 165; der einzelnen Nährstoffe 164.
Verdaulichkeit der Nahrung 163.
Verdauungssäfte 108; Fermente ders. 109; Mundsaft 113; Magensaft 121; Galle 137; pancreatischer Saft 146; Darmsaft 152.
Vererbung 555.
Vergänglichkeit der Individuen 541.
Verlängertes Mark, Bau 407; Reflexcentren 408; automatische Centren 410; Leitungsbahnen 413, 414.
Verschlusslaute 336.
Vierhügel 416, 422, 425.
Visirlinie 530.
Vitalcapacität 95.
Vitellin 548.
Vivisection 2.
Vocale 364; Bildung und künstliche Synthese 364; Halb- 366.
Vorderdarm 563.
Vorderhörner der grauen Substanz 395, 397.
Vorderstränge des Rückenmarks 396.
Vorkammern des Herzens 26; Bau 27; functionelle Bedeutung 30.
Vorkern 557.

W.

Wärme, thierische 283; Messung 283; Eigenwärme der Thiere und ihre Schwankungen 284; -topographie 285; -ausgaben und deren Grösse 286, 287, 288; Ursprung und Grösse der Wärmebildung 288, 290; Bilanz 290; Regulation der Eigenwärme 291; Wärmebildung und Arbeitsleistung 295, 317, 318.
Wärmeeinheit 282.
Wärmepunkte 467.
Wärmestarre des Muskels 323.
Wagner'scher Hammer 305.
Wandstrom 52.
Wasser 103, 255, 277; Verunreinigungen 103; Einfluss der Wasserzufuhr auf den Stoffwechsel 255.
Wassercalorimeter 287.
Wassergefässe 88.
Wehen 469, 573.
Weisse Blutzellen siehe farblose Blutzellen.
Weisse Muskeln 324.
Weitsichtigkeit 508.
Weizen 264.
Wellenberge 43.
Wellenbewegung 43.
Wellenthäler 43.
Wellenzeichner 56, 57.
Wettstreit der Sehfelder 539.
Wharton'sche Sulze 569.
Wiederkauen 135.
Wille 368, 393, 418.
Winkelgelenk 333.
Winterschlaf 294.
Wolff'sche Körper 562.
Wollhaare 465.
Wolllust 468, 469, 551.
Wurfgeschwindigkeit 338.
Wurfhebel 338.
Wurzeln der Rückenmarksnerven 390, 396.

X.

Xanthin 206.
Xanthoproteinsäurereaction 11.

Z.

Zähne 112, 113.
Zapfenschicht der Netzhaut 514.
Zehrung des Blutsauerstoffs 77.
Zeigerbewegung 423.
Zeitmessung, electrische 311.
Zellen 3; -theorie 3.
Zersetzung der Eiweissstoffe 270; der Kohlehydrate 271; der Fette 273.
Zerstreuung des Lichts 495.
Zerstreuungskreise 502.
Zerstreuungslinsen 491, 508.
Zeugung 544; geschlechtliche 544; ungeschlechtliche 544, 554; Bastard- 553.
Zipfelklappen des Herzens 29.
Zitterfische 388.
Zitterlaute 366.
Zöllner's Liniensysteme 532

Zona pellucida 544.
Zonoplacentariata 568.
Zonula Zinii 505.
Zoospermien 549.
Zotten, des Chorion 567; des Dünndarms 184.
Zuchtwahl, natürliche 556.
Zucker 105; Arten 105; Reactionen 105.
Zuckerstich 199, 412.
Zuckung des Muskels 305; secundäre 383, 386; ohne Metalle 383; paradoxe 386.
Zuckungscurve des Muskels 310.
Zuckungsgesetz 381.
Zugleistung 356.
Zunge 113, 118; als Geschmacksorgan 470.
Zungenpfeife 358.
Zwangsbewegungen 423.
Zwerchfell 90, 92, 93, 442.
Zwerchfellsnerv 410.
Zwillingstastzelle 459.
Zwitter 554.

Verzeichniss der Abbildungen.

Figur		Seite
1.	Haemoglobinkrystalle	16
2.	Haemin- und Haematoidinkrystalle	17
3.	Spektroskopie (Absorptionsbänder) des Haemoglobin	17
4.	Schema des Kreislaufs	25
5.	Semilunarklappen beim Menschen	31
6.	Semilunarklappen, geschlossen	31
7.	Graphische Darstellung der Herzbewegung (nach Marey)	37
8.	Schema der Kreislaufsmechanik (nach E. H. Weber)	48
9.	Sphygmograph von Marey	50
10.	Kymographion von C. Ludwig	56
11.	Federmanometer von A. Fick	57
12.	Respirationsapparat von Regnault und Reiset nach (Hoppe-Seyler)	67
13.	Respirationsapparat von v. Pettenkofer	69
14.	Gaspumpe von Pflueger (nach Hoppe-Seyler)	75
15.	Wirkung der Intercostalmuskeln	93
16.	Ruhende und thätige Parotis des Hundes (nach Heidenhain)	118
17.	Die Endothelien und Stomata des Zwerchfells	173
18.	Darmzotte auf der Höhe der Fettverdauung, schematisch	185
19.	Bau der Nieren (Orth)	219
20.	Wassercalorimeter von Dulong	287
21.	Glatte Muskelfasern (Orth)	299
22.	Quergestreifte Muskelfasern (Orth)	300
23.	Wagner'scher Hammer	306
24.	Schlittenmagnetelectrometer von du Bois-Reymond	307
25.	du Bois-Reymond's Schlüssel	307
26.	Zuckungscurve des Muskels.	310
27.	Zeitmessung der Muskelzuckung (mit dem Froschunterbrecher)	312
28.	Ströme des Muskelprismas	328
29.	Stützbein und Hangbein nach Gebr. Weber	347
30.	Das stützende und abstossende Hinterbein des Pferdes	350
31.	Ausschreitendes und stützendes Vorderbein des Pferdes (nach Colin)	351
32.	Trab	352
33.	Galop	354
34.	Nervenfasern (Orth)	369
35.	Motorische Nervenendigung im Frosch (Orth)	370
36.	Nervenendplatte des Säugethiermuskels (nach W. Kühne)	370
37.	Federmyographion von du Bois-Reymond	375
38.	Erregbarkeitsänderung im Electrotonus	380
39.	Ganglienzellen (Orth)	394
40.	Querschnitt des Rückenmarks, schematisch	396
41.	Die Leitungsbahnen des Rückenmarks (nach Flechsig)	415
42.	Horizontalschnitt durch das Gehirn (nach Meynert)	416

Figur		Seite
43.	Grosshirnrinde des Hundes (nach H. Munk)	420
44.	Zwillingstastzelle (nach Grandry)	459
45.	Tastkörperchen (Orth)	459
46.	Vater-Pacini'sches Körperchen (Orth)	459
47.	Endkolben (nach W. Krause)	460
48.	Geschmacksorgan (Orth)	471
49.	Geruchsorgan (Orth)	474
50.	Durchschnitt durch die Paukenhöhle (nach Hensen)	479
51.	Mechanik der Gehörknöchelchen (nach v. Helmholtz)	480
52.	Längsschnitt durch die Schnecke	485
53.	Nervenendapparat der Schnecke (nach Hensen	485
54.	Otolithen und Haarzellen (Orth)	486
55	Gang der Lichtstrahlen durch eine Sammellinse	494
56.	Gang der Lichtstrahlen durch ein centrirtes System	497
57.	Schematisches und reducirtes Auge	498
58	Sehen in Zerstreuungskreisen	502
59.	Ruhendes und accommodirendes Auge (nach v. Helmholtz)	503
60.	Purkinje-Sanson'sche Bildchen	504
61.	Scheiner's Versuch	507
62.	Correction der Kurzsichtigkeit	508
63.	Correction der Weitsichtigkeit	509
64.	Chromatische Abweichung	510
65.	Leuchten der Augen.	513
66	Augenspiegel	513
67.	Bau der Retina (nach M. Schultze)	515
68.	Blinder Fleck	516
69.	Stroboskopische Scheibe	520
70.	Schätzung der Grösse und der Entfernung aus dem Sehwinkel	530
71.	Zöllner's Liniensysteme	532
72.	Einfach- und Doppelsehen	533
73.	Horopter des Menschen (nach Johannes Mueller)	534
74.	Horopter der Thiere (nach Johannes Mueller)	535
75.	Aufsicht auf eine Pyramide für das rechte und linke Auge	536
76.	Spiegelstereoskop	536
77.	Prismenstereoskop	537
78.	Eierstocksei (Orth)	544
79.	Bau des Eierstocks, schematisch	545
80.	Samenkörperchen und ihre Entwicklung	550
81.	Reifeerscheinungen des Eies (nach O. Hertwig)	556
82.	Befruchtungsprocess (nach O. Hertwig)	557
83.	Furchung des Eies und Bildung der Keimblase (nach Bischoff)	558
84.	Fruchthof mit Anlage des Gefässsystems (nach Bischoff)	562
85.	86, 87. Entwicklung der fötalen Eihüllen (nach v. Kölliker)	564
88	Uterus einer trächtigen Kuh (nach Colin)	568
89	Menschlicher Uterus mit Embryo	569
90.	Kreislauf des Fötus (nach Heitzmann)	571

Gedruckt bei L. Schumacher in Berlin.

QP34
M92
1888
Munk
Physiologie des Menschen